

Université de Montréal

Étude de la biologie florale et des mécanismes de pollinisation  
d'*Arisaema triphyllum*

par  
Isabelle Barriault

11806934

Département de sciences biologiques  
Faculté des arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M. Sc.)  
en sciences biologiques

Juin, 2007

©, Isabelle Barriault, 2007





## AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

## NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Étude de la biologie florale et des mécanismes de pollinisation d'*Arisaema triphyllum*

présenté par

Isabelle Barriault

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Mme Stéphanie Pellerin  
président rapporteur

M. Denis Barabé  
directeur de recherche

M. Marc Gibernau  
codirecteur

M. Christian Lacroix  
membre du jury

## Résumé

J'ai étudié la biologie florale et les mécanismes de pollinisation du petit prêcheur (*Arisaema triphyllum*) en conditions naturelles à Montréal (Québec, Canada). La température de l'appendice des inflorescences mâles et femelles augmente légèrement durant la journée. Le cycle thermogénique (12 à 14 jours) est relié au cycle floral et le patron thermogénique varie selon le sexe de l'inflorescence. Les deux populations étudiées montrent une plus grande proportion d'inflorescences mâles que femelles tandis que la proportion d'inflorescences bisexuées est la même. L'insecte pollinisateur le plus efficace appartient à la famille des Mycetophilidae. Les deux populations d'*Arisaema triphyllum* étudiées possèdent un taux faible et similaire de fructification et il n'y a pas de différence entre les inflorescences femelles et bisexuées. Dans un climat tempéré variable, un cycle floral et thermogénique relativement long pour une Aracée pourrait être relié à l'activité des insectes pollinisateurs et influencer le succès reproducteur.

**Mots clés:** climat tempéré, cycle floral, gradient latitudinal, Mycetophilidae, inflorescences

## Abstract

I have studied the floral biology, the flowering and thermogenesis cycles, the pollination ecology and the reproductive success of Jack-in-the-Pulpit (*Arisaema triphyllum*) under natural conditions in West Montreal Island (Québec, Canada). In male and female inflorescences, the temperature of the appendix increases slightly during daylight and the thermogenetic cycle lasts 12 to 14 days. The thermogenetic cycle is related to the flowering cycle and varied according to the sex of inflorescence. In two populations studied, the sex-ratio was male-biased and there was the same proportion of bisexual inflorescences. The efficient insect pollinators belong to family Mycetophilidae. The two populations of *Arisaema triphyllum* studied showed a low and similar overall fructification rate and there was no difference between female and bisexual plants. In a highly variable temperate climate, the flowering and thermogenesis cycles could be related to the activity of pollinators and influenced the reproductive success.

**Keywords:** temperate climate, flowering cycle, latitudinal gradient, Mycetophilidae, inflorescences

# Table des matières

<b>RÉSUMÉ.....</b>	<b>III</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>IV</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES.....</b>	<b>V</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX.....</b>	<b>VIII</b>
<b>LISTE DES FIGURES.....</b>	<b>IX</b>
<b>LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS.....</b>	<b>X</b>
<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>XI</b>
<b>CHAPITRE 1: INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
1.1. La famille des Aracées.....	2
1.2. Le genre <i>Arisaema</i> .....	4
1.3. Description d' <i>Arisaema triphyllum</i> .....	5
1.4. Le cycle floral et thermogénique.....	6
1.5. Mécanismes de pollinisation.....	8
1.6. Biologie florale.....	12
1.7. Objectifs.....	13
<b>CHAPITRE 2: FLOWERING AND THERMOGENESIS CYCLES IN JACK-IN- THE-PULPIT (<i>ARISAEMA TRIPHYLLUM</i>) IN QUÉBEC (CANADA).....</b>	<b>16</b>
2.1. Résumé.....	18
2.2. Abstract.....	19
2.3. Introduction.....	20
2.4. Materials and methods.....	23
2.4.1. Study site.....	23
2.4.2. Flowering cycle.....	23

2.4.3. Temperature measurements .....	24
2.4.4. Flowering and thermogenic cycles .....	24
2.5. Results.....	25
2.5.1. Flowering cycle.....	25
2.5.3. Complete thermogenic cycle .....	27
2.5.4. Daily thermogenic cycle .....	31
2.6. Discussion .....	34
2.6.1. Flowering cycle.....	34
2.6.2. Thermogenic cycle .....	36
2.7 Conclusion.....	39
2.8. Acknowledgements .....	40
 <b>CHAPITRE 3: POLLINATION ECOLOGY AND REPRODUCTIVE SUCCESS IN JACK-IN-THE PULPIT (<i>ARISAEMA TRIPHYLLUM</i>) IN QUÉBEC (CANADA)....</b>	<b>41</b>
3.1. Résumé .....	43
3.2. Abstract .....	44
3.3. Introduction .....	45
3.4. Materials and methods.....	49
3.4.1. Study sites .....	49
3.4.2. Population description.....	49
3.4.3. Insect visitation pattern.....	50
3.4.4. Floral characters .....	52
3.4.5. Reproductive success .....	52
3.4.6. Microscopy .....	53
3.5. Results.....	55
3.5.1. Population description.....	55
3.5.2. Insect visitation pattern.....	58
3.5.3. Pollen loads.....	63
3.5.4. Floral characters .....	67
3.5.5. Spontaneous self-pollination and/or apomixis .....	67
3.5.6. Reproductive success .....	67
3.6. Discussion .....	72
3.6.1. Population description.....	72
3.6.2. Insect visitation pattern and pollen loads.....	73
3.6.3. Floral characters .....	76
3.6.4. Reproductive success .....	76
3.7. Conclusion .....	80



3.8. Acknowledgments.....	81
<b>CHAPITRE 4: CONCLUSION .....</b>	<b>82</b>
4.1. Cycle floral .....	83
4.2. Cycle thermogénique.....	85
4.3. Description des populations.....	87
4.4. Patron de visite et charges polliniques des insectes.....	88
4.5. Caractères floraux.....	92
4.6. Succès reproducteur.....	93
4.7. Conclusion.....	96
4.8. Perspectives.....	97
<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>98</b>
<b>APPENDIX I: Geographical location and source of <i>Arisaema triphyllum</i> populations studied about flowering cycle.....</b>	<b>XII</b>
<b>APPENDIX II: Geographical location and source of <i>Arisaema triphyllum</i> populations studied about pollination .....</b>	<b>XIII</b>
<b>APPENDIX-III: Recover percentage of canopy trees, shrubs and herbaceous species at Angell Woods and Morgan Arboretum.....</b>	<b>XIV</b>

## Liste des tableaux

<b>Table 2-I. Descriptions of <i>Arisaema triphyllum</i> populations studied in relation to the duration of individual flowering cycle: geographical location, source, latitude and durations of male and female cycles.....</b>	<b>26</b>
<b>Table 2-II. Daily weather conditions during flowering and thermogenesis cycles for years 2005 and 2006 .....</b>	<b>30</b>
<b>Table 3-I. Numbers and frequencies of the sex of different plants for the populations of <i>Arisaema triphyllum</i> in Angell Woods and at the Morgan Arboretum (2006). </b>	<b>56</b>
<b>Table 3-II. Numbers and frequencies of the different bisexual inflorescences for the populations of <i>Arisaema triphyllum</i> in Angell Woods and at the Morgan Arboretum (2006).....</b>	<b>57</b>
<b>Table 3-III. Families of insects collected in the spathes of <i>Arisaema triphyllum</i> in Angell Woods (2005-2006) and at the Morgan Arboretum (2006) (Montréal, Canada). The total number (Total) and frequency (%) of insects belonging to a family are indicated. The most abundant families are in bold type. ....</b>	<b>59</b>
<b>Table 3-IV. Genera of insects collected in the spathes of <i>Arisaema triphyllum</i> in Angell Woods (2005-2006) and at the Morgan Arboretum (2006) (Montréal, Canada). The total number of insects belonging to a genus is indicated. The most abundant genus are in bold type. ....</b>	<b>61</b>
<b>Table 3-V: Mean number of berries and seeds per female and bisexual female (BF) inflorescences in Angell Woods (2004-2005) and Arboretum Morgan (2006). ...</b>	<b>70</b>

## Liste des figures

<b>Figure 1.1. Inflorescences des genres <i>Anthurium</i> et <i>Arum</i>. .....</b>	<b>3</b>
<b>Figure 1.2. A et B: Morphologie d'<i>Arisaema triphyllum</i>.....</b>	<b>5</b>
<b>Figure 1.3. Spathe d'<i>Arisaema triphyllum</i>.....</b>	<b>10</b>
<b>Figure 2.1. Thermogenic cycle expressed as the daily maximum temperature difference between appendix and petiole through the entire flowering cycle .....</b>	<b>29</b>
<b>Figure 2.2. Thermogenic patterns of female and male inflorescences at day prior spathe opening and spathe opening.....</b>	<b>32</b>
<b>Figure 2.3. Thermogenic patterns of female and male inflorescences at pollination time and at the end of pollen release .....</b>	<b>33</b>
<b>Figure 3.1. Pollen loads of the different visiting insects of <i>Arisaema triphyllum</i> in 2006. .....</b>	<b>65</b>
<b>Figure 3.2. Pollen grains of <i>Arisaema triphyllum</i> and <i>Docosia</i> sp. (Mycetophilidae)..</b>	<b>66</b>

## Liste des sigles et abréviations

BF	=	Bisexual female
BM	=	Bisexual male
FB	=	Femelle bisexuée
MB	=	Mâle bisexuée
M	=	Mètre, meter
Min	=	Minute
°C	=	Degree Celcius
%	=	Frequency

## Remerciements

Tout d'abord, merci à mon directeur M. Denis Barabé pour avoir cru en moi et m'avoir permis de réaliser ce projet de maîtrise. Merci aussi à mon codirecteur, M. Marc Gibernau, d'avoir accepté de se joindre à nous pour l'étude de cette petite plante printanière. Merci de ta présence assidue lors de ces derniers mois!! Il y en a eu des questions et des courriels!!! À mes deux directeurs, merci pour votre support, vos conseils et votre disponibilité tout au long de ce projet, sachant que je ne suis pas de tout repos!!! Un merci tout spécial à la famille Gibernau pour son formidable accueil lors de mon séjour à Toulouse.

Je tiens à remercier Mme Louise Cloutier pour l'identification des insectes récoltés et pour m'avoir enseigné l'art de la taxonomie. Merci pour ta présence soutenue, de m'avoir appris à me lever tôt... et d'avoir laissé entrer le coup de vent que je suis à la collection!

Merci à Mme Anne Keough pour son aide lors de l'échantillonnage en 2006, à Mme Louise Pelletier pour les photos prises au SEM, à Mme Hélène Lavigne lors des mesures de poids secs et à Mme Christina Idziak de l'Arboretum Morgan pour sa collaboration lors de l'étude des mécanismes de pollinisation en 2006.

Un grand merci à mes parents pour votre inébranlable confiance en mes capacités, pour votre appui constant et pour m'avoir laissé libre de mes choix. Finalement, merci à tous ceux et celles qui partagent ma vie pour votre support et votre écoute puisque vous connaissez maintenant très bien *Arisaema triphyllum*!!!

« *Le soleil n'est jamais si beau qu'un jour où l'on se met en route.* »

Jean Giono

## **Chapitre 1: Introduction**

---

Le présent mémoire porte sur l'étude d'*Arisaema triphyllum*, l'espèce d'*Arisaema* qui possède la plus grande dispersion géographique en Amérique du Nord.

### 1.1. La famille des Aracées

La description des premières Aracées (Monocotylédones), en particulier les *Arum*, apparaissent dès 371-285 A.C. (Mayo et al., 1997). Fuchs (1542) et Ray (1686) décrivent des espèces européennes tandis que Hernandez (1790) décrit des espèces tropicales américaines utilisées par les Aztèques (Mayo et al., 1997). Dès le 16<sup>e</sup> siècle, les espèces d'Aracées furent placées dans un groupe distinct par R. Dodoens (1574), mais ce fut A.L. de Jussieu en 1789, qui créa la famille des Aracées (Mayo et al., 1997).

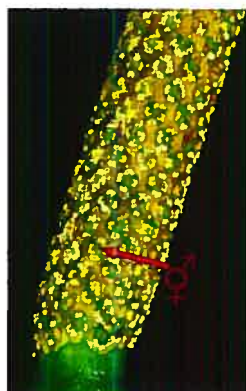
Le groupe sœur le plus reconnu des *Araceae* est la famille des *Lemnaceae* tandis que la relation entre les *Araceae* et les *Alismatiflorae* est plus ambiguë. Des études de systématique moléculaire (Barabé et al., 2002a) ont montré que la famille des *Lemnaceae* était incluse dans les *Araceae* entre les taxons à fleurs bisexuées et ceux à fleurs unisexuées. Depuis l'exclusion d'*Acorus* (*Acoraceae*) des Aracées, il semblerait que ces deux familles ne soient même pas deux groupes sœurs (Mayo et al., 1997).

La famille des Aracées contient environ 105 (Mayo et al., 1997) ou 107 (Grayum, 1990) genres et plus de 2500 (Grayum, 1990) ou 3300 espèces (Mayo et al., 1997). Les Aracées sont réparties principalement dans les zones tropicales d'Amérique et d'Afrique ainsi qu'en Asie du Sud-Est (Mayo et al., 1997). La plupart des espèces (70%) sont hémipiphytes, épiphytes ou grimpantes (Grayum, 1990). Quelques-unes sont tempérées et adoptent alors une forme géophytique ou hélophytique. Très peu d'espèces croissent en milieu aride, par exemple en haute altitude. C'est le cas du genre *Gorgonidium*

(3000 dans les Andes) et *Arisaema* (3000 m en Afrique et 4500 m dans l'Himalaya) (Mayo et al., 1997).

La famille des Aracées se distingue par une morphologie florale particulière. L'inflorescence (groupe de fleurs) est constituée d'un spadice, axe cylindrique qui porte les fleurs. Une bractée modifiée, la spathe, entoure le spadice. Chez plusieurs espèces, la spathe possède une constriction à la base du spadice et forme ainsi une chambre florale. Il existe deux types d'inflorescences. Une inflorescence peut porter des fleurs bisexuées (fleurs mâles et femelles) ou unisexuées (fleurs mâles ou femelles seulement) (Figure 1.1).

### Fleurs bisexuées / unisexuées



*Anthurium* sp.



*Arum italicum*

Figure 1.1. Inflorescences des genres *Anthurium* et *Arum*.

La phylogénie des Aracées demeure à compléter mais celle présentée par Mayo et al. (1997) sera utilisée dans le cadre de ce projet de maîtrise. Soulignons que cette phylogénie concorde avec les données récentes de la systématique moléculaire (Barabé et al., 2002a). Tout d'abord, dans la famille, deux grands groupes ressortent soit les *Proto-Araceae* et les *Araceae* typiques. Le groupe des *Proto-Araceae* se caractérise par des fleurs bisexuées et regroupe les sous-familles primitives des *Gymnostachyoideae* et des *Orontioideae*. Le groupe typique des *Araceae* contient quant à lui cinq sous-familles:



les *Pothoideae*, les *Monsteroideae*, les *Lasioideae* et les *Calloideae*, caractérisées par leurs fleurs bisexuées. Les *Aroideae* contrairement aux sous-familles précédentes, possèdent des fleurs unisexuées. Cette dernière sous-famille compte un nombre élevé de tribus (26) et de genres (74) (Mayo et al., 1997).

Il est à noter que les Aracées sont peu représentées en Amérique du Nord avec seulement cinq genres, soient *Lysichiton* et *Symplocarpus* (*Orontioideae*), *Calla* (*Calloideae*), *Peltandra* (*Aroideae*, *Peltandreae*) et *Arisaema* (*Aroideae*, *Arisaemateae*) (Grayum, 1990; Mayo et al., 1997).

## 1.2. Le genre *Arisaema*

Le genre *Arisaema* appartient à la sous-famille des *Aroideae* et partage avec le genre *Pinella* la tribu des *Arisaemateae*. Les premières espèces d'*Arisaema* furent décrites par Wallich (1824) sous le genre *Arum* (*A. costatum*, *A. nepenthoides* et *A. speciosum*) (Gusman et Gusman, 2002). Cependant, Martius (1831) créa un nouveau genre, soit *Arisaema*, qui regroupe ces espèces (Mayo et al., 1997; Gusman et Gusman, 2002). Le mot *Arisaema* provient du Grec *aris*, *aridos* utilisé par Pline pour désigner une petite herbe et du mot sang *haima*, *haimatos*.

Le genre *Arisaema* contient environ 200 espèces principalement présentes en Asie (Gusman et Gusman, 2002). *Arisaema* démontre une des plus grandes dispersions géographiques au sein des Aracées et ce, malgré son absence en Europe, en Amérique du Sud et en Australie (Gusman et Gusman, 2002). Son centre de diversification est asiatique, plus précisément la région sino-japonaise et sino-himalayenne (Gusman et Gusman, 2002). Sa répartition vers l'ouest atteint la Tanzanie et le Burundi tandis que sa limite vers l'est atteint l'est de l'Amérique du Nord et le Mexique.

Le genre *Arisaema* est représenté en Amérique du Nord par seulement trois espèces: *A. triphyllum* L.(Schott), *A. dracontium* L.(Schott) et *A. macrospathum* Benth, cette dernière espèce étant endémique au Mexique (Dieringer et Cabrera R, 2000).

Le genre *Arisaema* possède des individus monoïques (portant des étamines et des ovaires), mais se distingue des autres Aracées par ses individus dioïques, c'est-à-dire qu'une inflorescence est dite mâle (portant seulement des étamines) ou femelle (portant seulement des ovaires).

### 1.3. Description d'*Arisaema triphyllum*

L'inflorescence d'*Arisaema triphyllum* présente une morphologie particulière avec un axe central, le spadice (Figure 1.2A et B), qui est entouré de la spathe, une bractée modifiée. La spathe est formée d'un tube cylindre surmonté par un « clapet ». La partie basale du spadice porte les fleurs (Figure 1.2B : zone sexué). L'appendice, la partie distale du spadice, est une structure stérile. Le spadice possède une constriction, le stipe qui sépare l'appendice de la zone sexué.

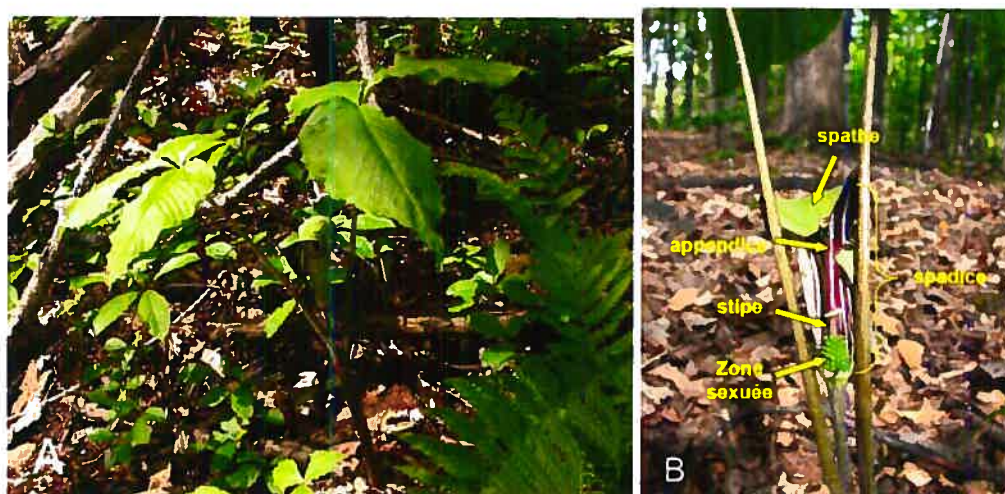


Figure 1.2. A et B: Morphologie d'*Arisaema triphyllum*

#### 1.4. Le cycle floral et thermogénique

Le cycle floral est la période de temps qui s'écoule entre l'ouverture d'une fleur et sa fanaison. L'étude du cycle floral peut se traduire par la détermination de la réceptivité stigmatique et la durée de la libération du pollen ainsi que par sa viabilité et sa longévité. Selon le type de fleur, il semble y avoir deux patrons de cycle floral chez les Aracées. Les fleurs unisexuées possèdent généralement des cycles floraux courts, variant de deux à cinq jours, tels les genres *Arum*, *Alocasia*, *Amorphophallus*, *Caladium*, *Colocasia*, *Heliconia*, *Peltandra* et *Theriotophorum* (Yafuso, 1993; Patt et al., 1995; Kite et al., 1998; Seymour et al., 2003; Ivancic et al., 2004; Sivadasan et Kavalan, 2005; Maia et Schlindwein, 2006). Contrairement à ces genres, le cycle floral des espèces d'*Arisaema* est long (plusieurs semaines) (Vogel et Martens, 2000) tout comme les genres *Arisarum* (Herrera, 1988) et *Ambrosina* (Killian, 1929). D'après les données publiées jusqu'à maintenant, le cycle floral d'*Arisaema triphyllum* varie de 15 à 35 jours (Rust, 1980). Les genres avec des fleurs bisexuées tels *Anaphyllopsis* (Chouteau et al., 2006), *Anthurium* (Croat, 1980) et *Symplocarpus* (Wada et Uemura, 2000) possèdent des cycles floraux beaucoup plus longs (au moins dix jours) que les genres à fleurs unisexuées.

Chez les espèces d'Aracées à fleurs unisexuées, les fleurs sont protogynes, c'est-à-dire que les stigmates sont réceptifs avant la libération du pollen et il n'y a pas de chevauchement entre les phases femelle et mâle, ce qui permet d'éviter l'autofécondation (Mayo et al., 1997).

Le premier objectif de ce mémoire est d'étudier le cycle floral des inflorescences mâles et femelles d'*Arisaema triphyllum* en relation avec le cycle thermogénique. La thermogénèse se définit comme une augmentation significative de température au niveau des tissus floraux. La première mention de la thermogénèse a été faite par Lamarck en 1778

à partir de l'observation de ce phénomène chez *Arum maculatum* et *A. italicum* (Chauveau et Lance, 1982). La thermogénèse se produit durant la période de floraison chez plusieurs familles de plantes telles les *Araceae*, les *Annonaceae*, les *Arecaceae*, les *Cyclanthaceae*, les *Magnoliaceae*, les *Nymphaeaceae* et les *Zamiaceae* (Gottsberger, 1989; Dieringer et al., 1999; Seymour et Schultze-Motel, 1997; Bernhardt, 2000; Lamprecht et al., 2002).

La production de chaleur lors de la thermogénèse est causée par la respiration alternative, un deuxième système de transport d'électrons, connecté à la voie respiratoire traditionnelle, où la chaîne respiratoire est déviée vers une protéine l'oxydase alternative. Il s'agit d'un métabolisme mitochondrial particulier où la respiration cellulaire est insensible aux inhibiteurs tels le cyanure et l'antimycine A (James et Beevers, 1950; Elthon et al., 1989; Wagner et Krab, 1995; Leach et al., 1996). Cette respiration alternative utilise l'amidon ou les lipides comme source d'énergie et libère de la chaleur au lieu de produire de l'ATP (Walker et al., 1983). La respiration alternative est déclenchée par une hormone, l'acide salicylique (Raskin et al., 1987, 1989); elle est présente chez les plantes supérieures, chez certains champignons et algues ainsi que chez quelques protozoaires (Walker et al., 1983; Raskin et al., 1987, 1989; Wagner et Krab, 1995; Leach et al., 1996; Breidenbach et al., 1997; Wagner et al., 1998).

L'émission de chaleur par l'inflorescence chez les Aracées permet de volatiliser des composés odorants (Moodie, 1976). Chez plusieurs espèces d'Aracées, la partie distale du spadice est modifiée en une structure spécialisée stérile, l'appendice. Cette structure, lorsque présente, joue le rôle d'un organe « chauffant » permettant la volatilisation d'odeurs (Meeuse et Raskin, 1988). La thermogénèse permet aussi de conserver dans la chambre florale une température supérieure à la température ambiante de façon à attirer les insectes

pollinisateurs (Seymour et Schultze-Motel, 1999; Bernhardt, 2000; Gibernau et Barabé, 2002; Albre et al., 2003; Seymour et al., 2003; Angioy et al., 2004).

La thermogénèse chez les *Araceae* a été principalement étudiée pour les genres appartenant à la sous-famille des *Aroideae* (fleurs unisexuées) : *Alocasia*, *Arum*, *Caladium*, *Colocasia*, *Dracunculus*, *Helicodiceros*, *Homalomena*, *Philodendron* et pour quelques genres avec des fleurs bisexuées: *Anthurium* (sous-famille *Pothoideae*); *Monstera* (sous-famille *Monsteroideae*) et *Symplocarpus* (sous-famille *Orontioideae*) (Leick, 1915; Knutson, 1972; Yafuso 1993; Bermadinger-Stabentheiner et Stabentheiner, 1995; Seymour et Schultze-Motel, 1999; Barabé et Gibernau, 2000; Gibernau et Barabé, 2000; Barabé et al., 2002b; Albre et al., 2003; Seymour et al., 2003; Angioy et al., 2004; Ivancic et al., 2004, 2005; Seymour, 2004; Maia et Schlindwein, 2006).

Aucune étude n'a encore enregistrée les températures d'une espèce d'*Arisaema* afin de vérifier l'existence d'un cycle thermogénique au sein de ce genre. Le second objectif de ce mémoire consiste donc à comparer le cycle floral et thermogénique d'*Arisaema triphyllum* avec celui des autres espèces tempérées de la sous-famille des *Aroideae* et des espèces d'Aracées nord américaines.

## 1.5. Mécanismes de pollinisation

Le genre *Arisaema* tout comme *Arisarum*, *Arum*, *Biarum*, *Helicodiceros*, *Eminium*, *Sauromatum* et *Theriophionum* utilise le système de pollinisation par duperie. (Vogel, 1978; Dakwale et Bhatnagar, 1985; 1997; Koach et Galil, 1986; Papp et Rohacek, 1987; Vogel, 1990; Kite et al., 1998; Diaz et Kite, 2002; Stensmyr et al., 2002; Albre et al., 2003; Gibernau, 2003; Angioy et Stensmyr, 2004; Gibernau et al., 2004). Ce système de pollinisation chez les Aracées n'est mentionné que pour les genres appartenant à la tribu

des *Areae* de la sous-famille des *Aroideae* (Gibernau, 2003). La pollinisation par duperie consiste à tromper les Diptères par un signal olfactif et/ou visuel qui imite leur site de ponte. L'insecte dupé sera capturé dans l'inflorescence durant la période de floraison afin de réaliser la pollinisation. La diversité des Diptères attirés par duperie varie selon le type d'imitation du site de ponte, par exemple, des fèces, du fumier, de la matière en décomposition, des corps en décomposition, des fruits pourris ou des champignons et allant même à l'imitation du sang chaud des vertébrés (Gibernau et al., 2004).

*Arisaema triphyllum*, comme la plupart des *Arisaema* présente un système particulier de pollinisation par duperie, soit le « lethal kettle trap » adapté à la pollinisation par les diptères mycétophiles, les Fungivoridae (Diptères : Sciaridae et Mycetophilidae) dont le cycle biologique est lié aux champignons (Vogel et Martens, 2000). L'inflorescence mâle présente une petite ouverture à la base de la partie cylindrique de la spathe tandis que l'inflorescence femelle n'en possède pas (Figure 1.3A et B). Après la capture d'un insecte dans la spathe mâle, celui-ci pourra s'échapper par cet orifice et effectuer la pollinisation croisée lors de la visite d'une inflorescence femelle réceptive. Toutefois, l'insecte visiteur risque de mourir dans la spathe femelle puisqu'il n'y a pas d'orifice dans sa partie basale pour en sortir et qu'il est plus difficile de s'échapper par le haut de la spathe. L'insecte sera donc emprisonné dans la spathe d'où le nom de « lethal kettle trap » (Vogel et Martens, 2000).

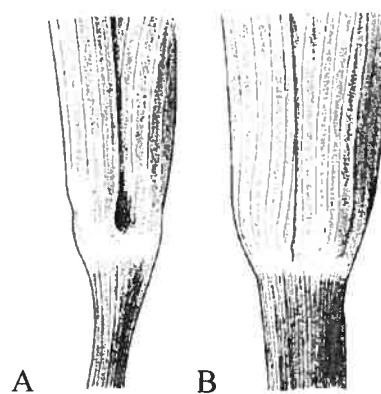


Figure 1.3. Spathe d'*Arisaema triphyllum*.

A : spathe mâle avec ouverture à la base. B : spathe femelle sans ouverture à la base.

Source : Vogel et Martens (2000)

Bien que les pollinisateurs des espèces d'*Arisaema* au Japon et au Népal soient connus (Sciaridae et Mycetophilidae) (Vogel et Martens, 2000; Nishizawa et al., 2005), la nature des insectes pollinisateurs d'*Arisaema triphyllum* est plus ambiguë. Les mécanismes de pollinisation ont pourtant été étudiés chez *Arisaema triphyllum*, mais aucun consensus ne semble en ressortir. Deux études (Rust, 1980; Feller et al., 2001) affirment que l'insecte pollinisateur serait un thrips (*Heterothrips arisaema*) tandis que d'autres auteurs (Bierzychudek 1981a, Lovett Doust et al. 1986; Treiber, 1980) affirment que ce serait plutôt des Diptères appartenant aux familles des Mycetophilidae et des Sciaridae (Fungivoridae). De plus, Grayum (1984) affirme que le pollen échinulé (« épineux ») de *A. tortuosum* et *A. triphyllum* est lié à une pollinisation par les Diptères.

Les Fungivoridae (Sciaridae et Mycetophilidae), sont des Diptères inférieurs reconnus comme insectes pollinisateurs de plusieurs familles de plantes telles les *Aristolochiaceae*, *Araceae*, *Liliaceae*, *Saxifragaceae* et *Orchidaceae* (Okuyama et al., 2004; Mesler et al., 1980; Goldblatt et al., 2004). La période d'activité des Fungivoridae

est le jour et, durant cette période, ils visitent plusieurs fleurs et/ou sont nombreux dans une fleur. De plus, un individu peut transporter de 50 à 100 grains de pollen ou plus (Mesler et al., 1980; Goldblatt et al., 2004; Okuyama et al., 2004).

Les Thysanoptères sont considérés comme insectes pollinisateurs de plusieurs familles telles les *Zamiaceae* (Terry, 2001; Mound et Terry, 2001), les *Dioscoreaceae* (Mizuki et al., 2005), les *Moraceae* (Sakai, 2001), les *Euphorbiaceae* (Solomon et Ezradanam, 2002), les *Annonaceae* (Momose et al., 1998), les *Winteraceae*, les *Dipterocarpaceae*, les *Monimiaceae* (Williams et al., 2001), les *Lauraceae* (Sakai, 2001) et les *Malvaceae* (Norton, 1984). Toutefois, ils sont de médiocres voiliers et leurs déplacements dépendent du vent pour parcourir de grandes distances (Chiasson, 1986). Les Thysanoptères mangent les grains de pollen dans les fleurs mâles durant le cycle de floraison (Sakai, 2001; Mound, 2005). Les études de la charge pollinique des Thysanoptères démontrent qu'ils sont présents en grand nombre dans les fleurs mais peuvent perdre plus de 50% de leur charge pollinique lors de leurs déplacements entre les fleurs (Terry 2001; Sakai, 2001; Moog et al., 2002).

Les différentes études indiquent que les insectes pollinisateurs varient selon les populations d'*Arisaema triphyllum*. De plus, aucune étude n'a démontré les mécanismes de pollinisation des deux autres espèces d'*Arisaema* américaines, soit *Arisaema dracontium* et *Arisaema macrospatum*. Le troisième objectif de ce projet est d'étudier les mécanismes de pollinisation de deux populations d'*Arisaema triphyllum* de la région montréalaise. La détermination de la diversité des insectes visiteurs ainsi que leur efficacité constituent le quatrième objectif de ce projet de maîtrise.



## 1.6. Biologie florale

Selon les fluctuations des conditions de croissance, les espèces d'*Arisaema* démontrent une capacité à modifier leur expression sexuelle, année après année, de façon réversible selon l'espèce, la taille et l'abondance des ressources emmagasinées (Treiber, 1980; Ewing et Klein, 1982; Lovett Doust et Cavers, 1982; Lovett Doust et al., 1986; Bierzychudek, 1984a; Kinoshita, 1986, 1987, 1990; Policansky, 1987; Kakehashi et Kinoshita, 1990; Clay, 1993; Richardson et Clay, 2001; Vitt et al., 2003).

La relation entre la taille d'un plant et son expression sexuelle chez *Arisaema triphyllum* a été étudiée en détail d'un point de vue écologique, tant qualitatif que quantitatif, puisqu'il s'agit d'un modèle fort intéressant pour analyser la problématique des changements de sexe chez les végétaux (Policansky 1981,1987; Bierzychudek 1982a, 1984a, b; Ewing et Klein 1982; Lovett Doust et Cavers 1982; Lovett Doust et al. 1986; Levine et Feller 2004; Richardson et Clay 2001; Vitt et al. 2003). Les plus petits individus sont à l'état végétatif et ne produisent aucune inflorescence. Les petits plants matures sont des mâles et les plus grands sont des femelles tandis que les plants de taille intermédiaire peuvent être bisexués (inflorescence monoïque avec fleurs mâles et femelles) (Bierzychudek, 1981a; Ewing et Klein, 1982). De plus, selon Richardson et Clay (2001), *Arisaema triphyllum* appartient au patron de type III de changement de sexe où l'expression sexuelle varie entre les phases mâle et femelle. Dans ce cas, la phase femelle est représentée par une inflorescence femelle ou bisexuée, avec une prépondérance des inflorescences purement femelles dans la population. La fréquence des plants bisexués est très faible (2-3%) dans les populations naturelles étudiées (Rust, 1980; Ewing et Klein, 1982). De plus, différents types d'inflorescences bisexuées ont été décrits (Treiber, 1980; Lovett Doust et Cavers, 1982). *Arisaema triphyllum* se reproduit aussi de façon végétative

par la formation de petits rhizomes à partir du rhizome mère. Les rhizomes clones demeurent reliés au plant mère durant plusieurs années. Les individus issus de la reproduction végétative produiront des feuilles seulement après leur séparation du plant mère (Bierzychudek, 1981a).

Le succès reproducteur varie selon les individus, les populations et les années. Par exemple, *Arisaema triphyllum* démontre une variabilité au niveau de la fécondité des femelles selon les populations étudiées (Bierzychudek, 1984a). De plus, Bierzychudek (1982a, 1984a) affirme que le faible taux de fructification au sein des plants femelles est causé par une faible efficacité des insectes pollinisateurs et non par une limitation des ressources disponibles. L'étude des caractères floraux et du succès reproducteur chez *Arisaema triphyllum* complètent les objectifs de ce mémoire.

## 1.7. Objectifs

Les espèces du genre *Arisaema* ne semblent pas démontrer de cycle thermogénique (Vogel et Martens, 2000). Toutefois, à ce jour, aucune étude n'a enregistré directement la variation de température du spadice chez *Arisaema*. De plus, il est établi au sein de la famille des Aracées, que la longueur du cycle floral correspond à un patron spécifique de cycle thermogénique et que celui-ci est relié aux mécanismes de pollinisation. *A. triphyllum* possède un long cycle floral contrairement aux autres genres de la sous-famille des *Aroideae* (fleurs unisexuées) étudiés pour la thermogénèse. Il est intéressant d'analyser le cycle floral d'*Arisaema triphyllum* et de vérifier l'émission possible de chaleur par l'inflorescence.

*Arisaema triphyllum* est un modèle intéressant pour l'étude du succès reproducteur. Les espèces d'*Arisaema* asiatiques sont adaptées pour être pollinisées par les Diptères

Fungivoridae (Vogel et Martens, 2000). Toutefois, les observations diffèrent quant à l'insecte pollinisateur d'*Arisaema triphyllum*. En effet, selon des observations en milieu naturel, Treiber (1980) affirme que l'insecte pollinisateur le plus efficace est un Mycetophilidae contrairement à Rust (1980) et Feller et al. (2001) qui affirment que c'est plutôt un Thysanoptère. Dans le cadre de cette étude, la détermination des insectes visiteurs de deux populations d'*Arisaema triphyllum* localisées en dehors de l'aire de répartition déjà étudiée, à une latitude plus nordique, vient compléter l'étude des insectes pollinisateurs de cette plante printanière.

Les objectifs et les hypothèses de ce projet de maîtrise sont donc :

- 1) de caractériser le cycle floral des inflorescences mâles et femelles d'*Arisaema triphyllum* en relation avec le cycle thermogénique;

*Le sexe des inflorescences chez Arisaema triphyllum est-t-il lié aux cycles floraux et thermogéniques?*

- 2) de comparer les cycles floraux et thermogéniques d'*A. triphyllum* aux cycles des autres espèces tempérées de la sous-famille des *Aroideae* et des Aracées nord américaines;

*Le cycle thermogénique d'Arisaema triphyllum est-il semblable à celui des autres Aroideae étant donné son long cycle floral?*

- 3) d'étudier l'écologie de la pollinisation de deux populations naturelles d'*A. triphyllum* de l'Île de Montréal (Québec);

*Quelle est la fréquence de visite des insectes chez Arisaema triphyllum et varie-t-elle selon le sexe de l'inflorescence (mâle, femelle et bisexuée) et la population étudiée?*

4) de déterminer la diversité entomologique et l'efficacité des insectes visiteurs dans ces deux populations;

*Les insectes visiteurs sont-ils semblables entre les deux populations d'Arisaema triphyllum?*

*La charge pollinique varie-t-elle pour un taxon donné selon la population d'Arisaema triphyllum étudiée?*

*Quel est l'insecte pollinisateur des deux populations d'Arisaema triphyllum étudiées?*

5) d'étudier chez *A. triphyllum* les caractères floraux ainsi que le succès reproducteur selon quatre aspects : le taux de fructification, l'évaluation quantitative du succès reproducteur par le comptage du nombre de baies et de graines, la pollinisation artificielle et la vérification de l'autofécondation chez les plants bisexués et la parthénocarpie chez les plants femelles;

*Y-a-t-il une différence entre les plants purement femelles et bisexués d'Arisaema triphyllum pour les caractères floraux et le succès reproducteur?*

Les objectifs 1 et 2 correspondent au chapitre 2 (p. 16) et les objectifs 3, 4 et 5 au chapitre 3 (p. 41) de mon mémoire.

## **Chapitre 2: Flowering and thermogenesis cycles in**

**Jack-in-the-Pulpit (*Arisaema triphyllum*) in**

**Québec (Canada)**

---

Isabelle Barriault<sup>1</sup>, Marc Gibernau<sup>2</sup> & Denis Barabé<sup>1</sup>

<sup>1</sup>I.R.B.V., Jardin botanique de Montréal, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, QC, H1X 2B2, Canada

<sup>2</sup>Laboratoire Évolution et Diversité Biologique, Université Paul Sabatier, UMR 5174, Bât 4R3-B2, 31062 Toulouse Cedex 9, France.

Ce manuscrit contient les résultats de mes travaux sur les cycles floraux et thermogéniques d'*Arisaema triphyllum*. Il sera soumis au *Canadian Journal of Botany* et a été rédigé sous la supervision de M. Denis Barabé et M. Marc Gibernau.

Les objectifs de ce travail étaient :

- 1) de vérifier la durée du cycle floral des inflorescences mâles et femelles d'*Arisaema triphyllum* en relation avec le cycle thermogénique;
- 2) de comparer les cycles floraux et thermogéniques d'*A. triphyllum* aux autres espèces tempérées de la sous-famille des *Aroideae* ainsi qu'avec les Aracées nord américaines.

## 2.1. Résumé

Le petit prêcheur (*Arisaema triphyllum*) est une espèce d'Aracée géophytique des sous-bois du sud du Canada et de l'est des États-Unis. Les cycles floraux et thermogéniques des inflorescences mâles et femelles d'une population située dans l'ouest de l'Île de Montréal (Québec, Canada) ont été étudiés. Le cycle floral d'*Arisaema triphyllum* est plus long (20 jours pour l'ensemble des sexes) que pour les autres *Aroideae* tempérés. Les températures de l'appendice, du pétiole et de l'air ambiant de plants mâles et femelles ont été enregistrées en conditions naturelles. Chez les plants mâles et femelles, la température de l'appendice augmente légèrement durant la journée et la durée du cycle thermogénique est longue (12 à 14 jours) comparativement aux autres espèces d'*Aroideae* étudiées jusqu'à maintenant. Malgré une faible production de chaleur par l'appendice, le cycle thermogénique est relié au cycle floral tout comme chez les autres Aracées. Chez les inflorescences mâles et femelles, le cycle thermogénique débute le jour précédent l'ouverture de la spathe et la production de chaleur cesse lors de la libération complète du pollen. Cependant, le patron de production de chaleur diffère selon le sexe de l'inflorescence. Les inflorescences mâles produisent de la chaleur principalement lors de l'ouverture de la spathe et lorsque débute la libération du pollen. Chez les inflorescences femelles, le plus important dégagement de chaleur se produit au cours des jours suivants l'ouverture de la spathe ce qui correspond à l'émanation d'une odeur. Dans un climat tempéré très variable, la faible production de chaleur par l'appendice d'*Arisaema triphyllum* jumelée au réchauffement solaire pourraient être suffisants pour émettre une odeur attirant les insectes pollinisateurs sans une dépense excessive d'énergie.

**Mots clés:** climat tempéré, long cycle floral, gradient de latitude

## 2.2. Abstract

Jack-in-the-Pulpit (*Arisaema triphyllum*) is a perennial forest herb of southern Canada and the eastern United States. The flowering and thermogenesis cycles of male and female inflorescences were studied in one population in West Montreal Island (Québec, Canada). The flowering cycle of *Arisaema triphyllum* is longer (20 days in both sexes) than other temperate Aroideae. The temperatures of the appendix, petiole and ambient air of male and female plants were recorded under natural conditions. In both sexes, the temperature of the appendix increases slightly during daylight and the thermogenetic cycle duration is long (12-14 days) compared to that of Aroideae that have been studied to date. Despite a weak production of heat by the appendix, the thermogenetic cycle is related to the flowering cycle, as in other Aroids. There is a period of warming in both sexes before spathes unfold and heat production stops when the release of pollen is completed. The pattern of heat production is different between male and female inflorescences. The male inflorescences heat up mainly when spathes unfold and when the release of pollen begins. In the case of female inflorescences, the most significant warming event occurs over the course of the days following the unfolding of the spathe, when an odour is released. In a highly variable temperate climate, the weak production of heat by the appendix of *Arisaema triphyllum*, with the warming effect of sunlight during the day, could be sufficient for the emission of an attractive odor for pollinators without strong expenditure of energy.

**Keywords:** temperate climate, long flowering cycle, latitudinal gradient



### 2.3. Introduction

The genus *Arisaema* Mart., a member of the Arum lily family (subfamily Aroideae) contains about 200 species mainly distributed throughout Asia (Gusman and Gusman, 2002). In North America, *Arisaema* is represented by three species: *A. triphyllum* L.(Schott), *A. dracontium* L.(Schott) and *A. macrospathum* Benth, which is endemic to Mexico (Dieringer and Cabrera R, 2000). *Arisaema triphyllum*, the species of interest, is a perennial forest herb and typically grows in the understory of forests in southern Canada and the eastern United States (Bierzychudek, 1982a).

The inflorescence of *Arisaema triphyllum* consists of a central axis called the spadix, surrounded by the spathe (i.e. modified bract). The basal part of the spadix bears the reproductive organs. The upper part of the spadix is the appendix, a specialized sterile structure, which in other Araceae produces and releases odor (i.e. osmophore) to attract insect pollinators (Meeuse and Raskin, 1988). The spathe is composed of a tubular portion overtopped by a spathe-limb. Contrary to other genera with unisexual flowers (e.g. *Alocasia*, *Arum*, *Syngonium*, *Xanthosoma*), there is no constriction of the spathe to form a closed floral chamber.

The individuals of the genus *Arisaema* can show gender modifications in a reversible way. They can be male (with male flowers only), bisexual (with both male and female flowers) or female (with female flowers only) depending on the species, the size and the abundance of stored resources related to fluctuations of the growth conditions (Treiber, 1980; Ewing and Klein, 1982; Lovett Doust and Cavers, 1982, Lovett Doust et al., 1986; Bierzychudek, 1984a, b; Policansky, 1987; Richardson and Clay, 2001; Vitt et al., 2003). Usually small individuals are males while large ones females, some plants of intermediate size are bisexual (Ewing and Klein, 1982).

The flowering cycle in *Arisaema triphyllum* ranges from 15 to 35 days (Rust, 1980). In Araceae, a long flowering cycle is generally characteristic of genera with bisexual flowers such as *Anaphyllopsis* (Chouteau et al., 2006), *Anthurium*, (Croat, 1980) or *Symplocarpus* (Wada and Uemura, 2000), but occurs rarely in genera that belong to the subfamily Aroideae (unisexual flowers) such as *Arisarum* (Herrera, 1988) and *Ambrosina* (Killian, 1929). Contrary to *Arisaema*, many other genera of the subfamily Aroideae such as *Arum*, *Alocasia*, *Amorphophallus*, *Caladium*, *Colocasia*, *Helicodiceros*, *Peltandra* and *Theriophonum* have a short flowering cycle (2-5 days) (Yafuso, 1993; Patt et al., 1995; Kite et al, 1998; Seymour et al., 2003; Ivancic et al., 2004; Sivadasan and Kavalan, 2005; Maia and Schlindwein, 2006).

During their flowering period, many inflorescences of Araceae produce heat, a phenomenon that is called thermogenesis, which is described as a significant increase in temperature of plant tissues. Thermogenic tissues release heat instead of producing ATP through a mitochondrial alternative cytochrome pathway, the cyanide-insensitive respiration pathway (Walker et al., 1983; Raskin et al., 1987, 1989; Elthon et al., 1989; Wagner and Krab, 1995, 1998; Leach et al., 1996).

Increases in inflorescence temperature were studied in many genera of Aroideae with unisexual flowers: *Alocasia*, *Arum*, *Caladium*, *Colocasia*, *Dracunculus*, *Helicodiceros*, *Homalomena*, *Philodendron* and in a few genera with bisexual flowers: *Anthurium* (subfamily Pothoideae); *Monstera* (subfamily Monsteroideae) and *Symplocarpus* (subfamily Orontioideae) (Leick, 1915; Knutson, 1972; Yafuso, 1993; Bermadinger-Stabentheiner and Stabentheiner, 1995; Seymour and Schultze-Motel, 1999; Barabé and Gibernau, 2000; Gibernau and Barabé, 2000; Barabé et al., 2002b; Albre et al.,

2003; Seymour et al., 2003; Angioy et al., 2004; Ivancic et al., 2004, 2005; Seymour, 2004; Maia and Schlindwein, 2006).

In general, in Aroids, the scent produced during the flowering cycle is volatilized and released during the increase in temperature of the inflorescence (Skubatz et al., 1995, 1996; Angioy et al., 2004). Inflorescences of *Arisaema* species produce an odour that is relatively recognizable to the human nose. For example, *Arisaema triphyllum*, *A. nepenthoides* and *A. fargesii* have a smell reminiscent of ozone, and other species can have mushroom-like aromas (Vogel and Martens, 2000). Scent production is generally linked with pollination and pollinator attraction in the Araceae family. It was postulated that *Arisaema* species do not produce significant heat associated with odour emission (Vogel and Martens, 2000). However, no study has recorded the variation of spadix temperature in *Arisaema* species.

In the Araceae family the length of the flowering cycle corresponds to a particular thermogenic pattern. From this perspective, we have analysed the flowering cycle of *Arisaema triphyllum* in relation to the increase in temperature of the inflorescence. We are interested in recording the temperature of the appendix of *A. triphyllum* under natural conditions to understand thermogenesis in relation to gender and flowering cycles. These questions deserve attention since *A. triphyllum* is characterized by a long flowering cycle contrary to many other species with unisexual flowers documented to date. The aims of this study are 1) to characterize the flowering cycle of *Arisaema triphyllum* in relation to gender and thermogenic cycle; and 2) to compare the thermogenic cycle of *A. triphyllum* to that of other species of the subfamily Aroideae.

## 2.4. Materials and methods

### 2.4.1. Study site

This study was conducted on one population of *Arisaema triphyllum* situated in Angell Woods near Beaconsfield (45°26'69" N; 73°53'51" W) in the western part of the island of Montreal (Québec, Canada) (Appendix I). The area study (200 m<sup>2</sup>) is a sugar maple grove and white birch where the shrubs and herbaceous stratus are diversified and consisting of more than 500 mature individuals that recovered 15% of studied area (Appendix III). A specimen of the studied population was collected and deposited at the Marie-Victorin Herbarium (MT): *A. triphyllum* (Barriault 25).

### 2.4.2. Flowering cycle

The sequence of the flowering cycle was studied under natural conditions for 15 male and 15 female inflorescences between April 30<sup>th</sup> and May 14<sup>th</sup> 2006. The flowering cycle began when the spathe opened and ended with its fading. For male plants, pollen release was observed from its beginning until its completion. We considered the release of pollen complete when all stamens had released their pollen. Peroxide test strips (0.5 - 25 mg/L) were used to check for stigma receptivity (Quantofix® Peroxydes 25; VWR International) because stigma peroxidase activity is a good indicator of receptivity in many species (Galen and Plowright, 1985; Dafni and Maués, 1998).

### **2.4.3. Temperature measurements**

A total of four male and four female plants were studied under natural conditions with regard to thermogenesis between May 6<sup>th</sup> and 25<sup>th</sup> 2005 and between April 30<sup>th</sup> and May 13<sup>th</sup> 2006. The available of thermometers to record temperatures explain this low number of plants studied. Temperatures were recorded every 10 minutes with a Digi-Sense<sup>®</sup> DualogR<sup>®</sup> thermocouple thermometer for the plant organs and an Onset Hobo<sup>®</sup> temperature logger for the ambient air. The probe that recorded the ambient air was at the same high that petiole's probe. To measure spadix temperature, one probe of the thermometer was inserted about 3 mm deep in the upper part of the spadix, the appendix. The thermometer was inserted when the spathe was still closed and the tubular spathe was perforated to insert the thermometer. The other probe of the thermometer recorded the temperatures of the petiole, a non-thermogenic plant tissue. Moreover, during the spring of 2006, in order to minimize the effect of sunlight on plant temperature, one inflorescence of each gender was hidden under a cardboard box for the entire duration of the experiment.

### **2.4.4. Flowering and thermogenic cycles**

We recorded the temperature of the appendix, the supposed major thermogenic organ, and the petiole, as control, representing a non-thermogenic tissue. In order to eliminate any warming effect by sunshine, the temperature differences between the appendix and the petiole were calculated. Consequently, any positive temperature difference represents an increase in the appendix temperature due to a heating process rather than to solar warming.

## 2.5. Results

### 2.5.1. Flowering cycle

The spathe of both types of individuals opened during the morning. For male inflorescences, the release of pollen occurred within two days after the opening of the spathe (mean  $\pm$  sd:  $1.6 \pm 1.3$  days, range: 0-4 days). The anthesis phase lasted on average 7 days until the complete release of pollen ( $6.8 \pm 1.8$  days, range: 5-10 days) and about 20 days before the spathe faded ( $19.7 \pm 6.1$  days, range: 11-26 days) (Table 2-I). The release of pollen almost always began in the middle of the stamen zone, and spreaded progressively downwards and upwards. The flowering cycle of female inflorescences was comparable to that of males and lasted about 20 days from spathe opening to fading ( $19.7$  days  $\pm$  5.3, range: 13-26 days) (Table 2-I). It is difficult to accurately determine the duration of the receptivity of the stigma, as the results obtained with the Peroxide test strips were unclear. In general, we obtained negative results with Peroxide test strips unless the strips were lightly pressed on the stigma, and even this tended to damage them. However, according to field observations, the morphology of stigmas changed after 13 days from papillose to granulose and became brownish 3 days later. These observations suggest that stigma receptivity might last between 13 and 16 days. At the time when the spathe faded, the stigmas were completely dried up.

Table 2-I. Descriptions of *Arisaema triphyllum* populations studied in relation to the duration of individual flowering cycle: geographical location, source, latitude and durations of male and female cycles.

Site	Source	Latitude	Male cycle	Female cycle
Canada, Quebec, Montreal Island	This study	45°26'69" N	20 days	20 days
US, Michigan, lower peninsula	Cook, 2004	45°30'48" N	22-25 days	25 days
US, New York, Ithaca, Cornell Univ.	Bierzichudek 1981a	42°26'54" N	Shorter than female	2-3 weeks
US, Delaware, Univ. campus	Rust 1980	39°39'56" N	15-25 days	20-35 days
US, North Carolina, Piedmont, Lee	Treiber 1980	35°54'40" N	5-11 days	8-17 days

### 2.5.3. Complete thermogenic cycle

Figure 2.1A shows the mean variations of the maximum temperature differences between the appendix and the petiole for 3 male inflorescences and 3 female inflorescences measured in 2005. Figure 2.1B shows the same results for one male and one female inflorescence in 2006. Although the sampling of 2006 is weak, these results will be used only as a comparison with 2005 because they show a similar complete thermogenic pattern. All curves were aligned in order for “day 0” to correspond to the day of spathe unfolding.

The increase of temperature in *Arisaema triphyllum* is not important over the course of the two sampling years (Figures 2.1A & B). The variation of appendix temperatures compared to a non-thermogenic part of the plant (i.e. petiole) is weak (up to 5 °C difference) but the variation is greatest (up to 10 °C) when compared with ambient air (results not shown). In both sexes, the warming duration is long (12-14 days in total but only 8-10 days once the spathe opens) and there is no distinction between male and female thermogenic cycle duration.

The production of heat in relation to the flowering cycle differs in male and female inflorescences. In 2005, the start of pollen release occurs two days after the opening of the spathe and corresponds to an increase in appendix temperature, shown by the first peak (Figure 2.1A). In 2006, the start of pollen release began the same day the spathe opened up and corresponds to an increase in appendix temperature (“day 0”) indicated by the first peak (Figure 2.1B). In female plants, the appendix temperature increases 1-3 days after the unfolding of the spathe (Figures 2.1A & B). This temperature increase often corresponds with odour emission, but not always, depending mainly on weather conditions (Table 2-II). Odour production seems more significant in female plants (I. B., pers. obsv.) and odour was present even at the end of the thermogenic cycle when heat production was weaker. This



demonstrates that volatilization of fragrance requires little heating or that solar radiation may be sufficient.

The first two days of pollination (pollination starting box in Figures 2.1A & B), the production of heat by male inflorescences stabilizes while the start of pollination corresponds to an increase of temperature in female inflorescences. For female plants in 2005, the start of pollination corresponds to the first peak of heat (Figure 2.1A) while this flowering event corresponds to a second heat peak in 2006 (Figure 2.1B). After the beginning of pollination in 2005 (days 3 and 4; Figure 2.1A), there is a decrease in temperature in both male and female inflorescences. In 2006 pollination began later (days 4 and 5; Figure 2.1B) and the temperature of the male inflorescence decreased on day 7 while the temperature of the female inflorescence did not decrease until day 9. The sunny days in 2006 (Table 2-II) could have induced an increase in temperature that year and influenced the intensity of the thermogenic pattern. For male plants, the complete release of pollen corresponds to a last heat peak in 2005 and 2006 (Figures 2.1A & B). Interestingly, the appendix temperature of female inflorescences also increased synchronously when male inflorescences released pollen (Figures 2.1A & B). Once pollen has been completely released, the production of heat stopped even after accounting for the effect of the sunshine.

This general thermogenic pattern was observed for both male and female plants during two consecutive years (2005-2006). Moreover, in 2006, both inflorescences were hidden under a cardboard box to minimize the effect of sunlight.

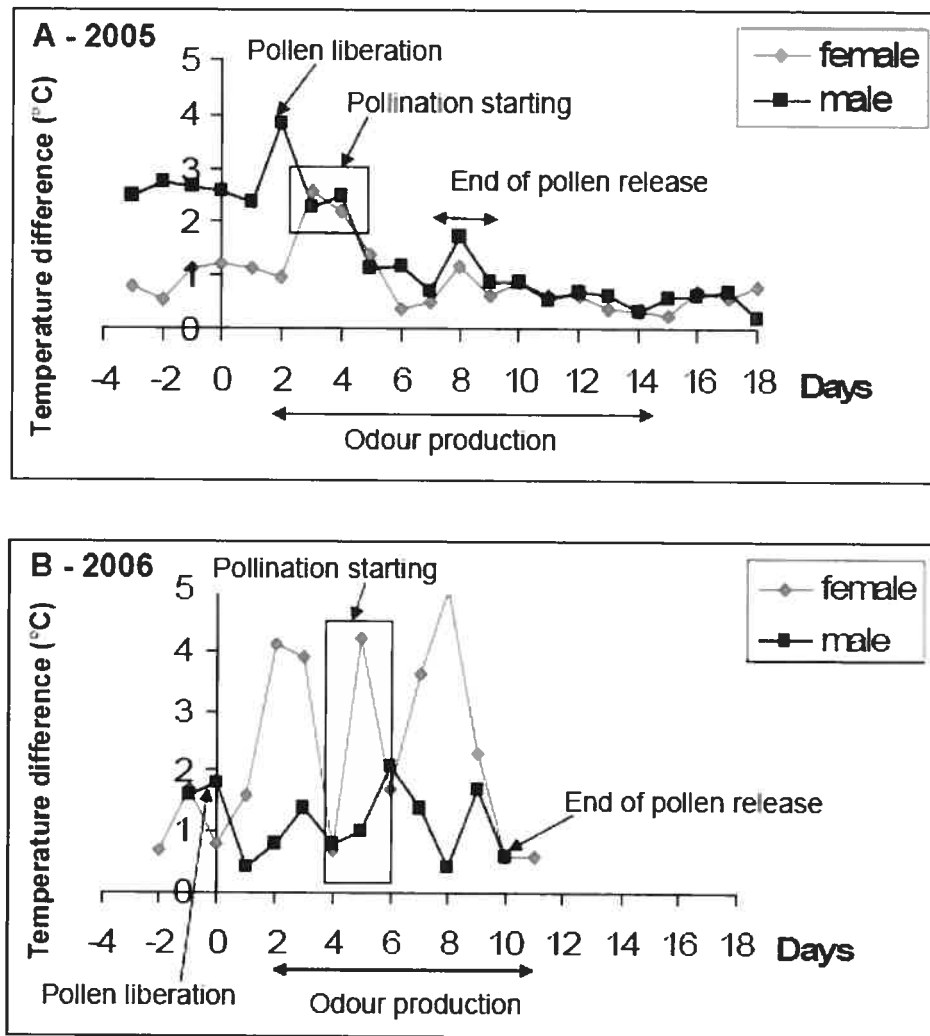
































Figure 2.1. Thermogenic cycle expressed as the daily maximum temperature difference between appendix and petiole through the entire flowering cycle for three male and three female plants in 2005 and for one male and one female plant in 2006.

Flowering cycles were aligned in order for “day 0” to correspond to the date of spathe unfolding. Different flowering events are directly annotated on the graphs.

Table 2-II. Daily weather conditions during flowering and thermogenesis cycles for years 2005 and 2006

2005	Day -2	Day -1	Day 0	Day 1	Day 2	Day 3	Day 4	Day 5	Day 6	Day 7	Day 8	Day 9	Day 10	Day 11	Day 12
															
Mean Temperature (°C)*	12.5	12.5	11.6	14.5	18.7	16.2	6.0	6.6	9.8	12.3	13.3	10.4	10.0	10.6	13.3
Total rain (mm)**	0	0	0	0	0	1.4	0	0	2.6	6.6	1.6	0	0.2	0	Trace
2006	Day -2	Day -1	Day 0	Day 1	Day 2	Day 3	Day 4	Day 5	Day 6	Day 7	Day 8	Day 9	Day 10	Day 11	Day 12
															
Mean Temperature (°C)*	9.0	12.1	15.4	11.6	10.8	14.7	14.6	7.0	6.7	13.2	16.8	15.9	17.6	16.0	12.1
Total rain (mm)**	0	0	Trace	19.6	3.6	0.2	0	7.6	0	0	0	0	0	8.6	15.6

Legend:



Sunny day



Cloudy day



Rainy day

\* The mean temperature in degrees Celsius (C) is defined as the average of the maximum and minimum temperature during the day.

\*\* The total rainfall, or amount of all liquid precipitation such as rain, drizzle, freezing rain, and hail, observed during the day.

#### 2.5.4. Daily thermogenic cycle

Figures 2.2 & 2.3 shows the daily thermogenic cycle for female and male inflorescences studied in 2005 and 2006. The spadix temperature starts to increase the day before the spathe opens, mainly during daytime from 9 a.m. to 5:30 p.m. with a difference of spadix temperature above petiole greater for male inflorescences (1 - 4°C) (Figure 2.2B) than for female ones (0.5 – 1.5°C) (Figures 2.2A). The same pattern in temperature difference is observed the day of spathe opening on both female (Figure 2.2C) and male inflorescences (Figure 2.2D). During the next days, there is a variation among individuals in both sexes in terms of increase in temperature of the appendix. However there is only one great peak of heat production that fluctuates during the day depending on the individual and it occurred between 9 a.m. to 6 p.m., especially before 1 p.m. The temperature differences increase on the following days when pollen is released on male spadices or when stigmas are supposed to be receptive on female spadices (Figures 2.3A & B). The last temperature increase on both male and female inflorescences corresponds to the end of pollen release by male inflorescences (Figures 2.3C & D). In the case of male inflorescences, the last period of heat production occurs just the day before the end of pollen release (Figure 2.3D) while in the case of female inflorescence it is the next day, i.e. when the release of pollen is completed (Figure 2.3C).

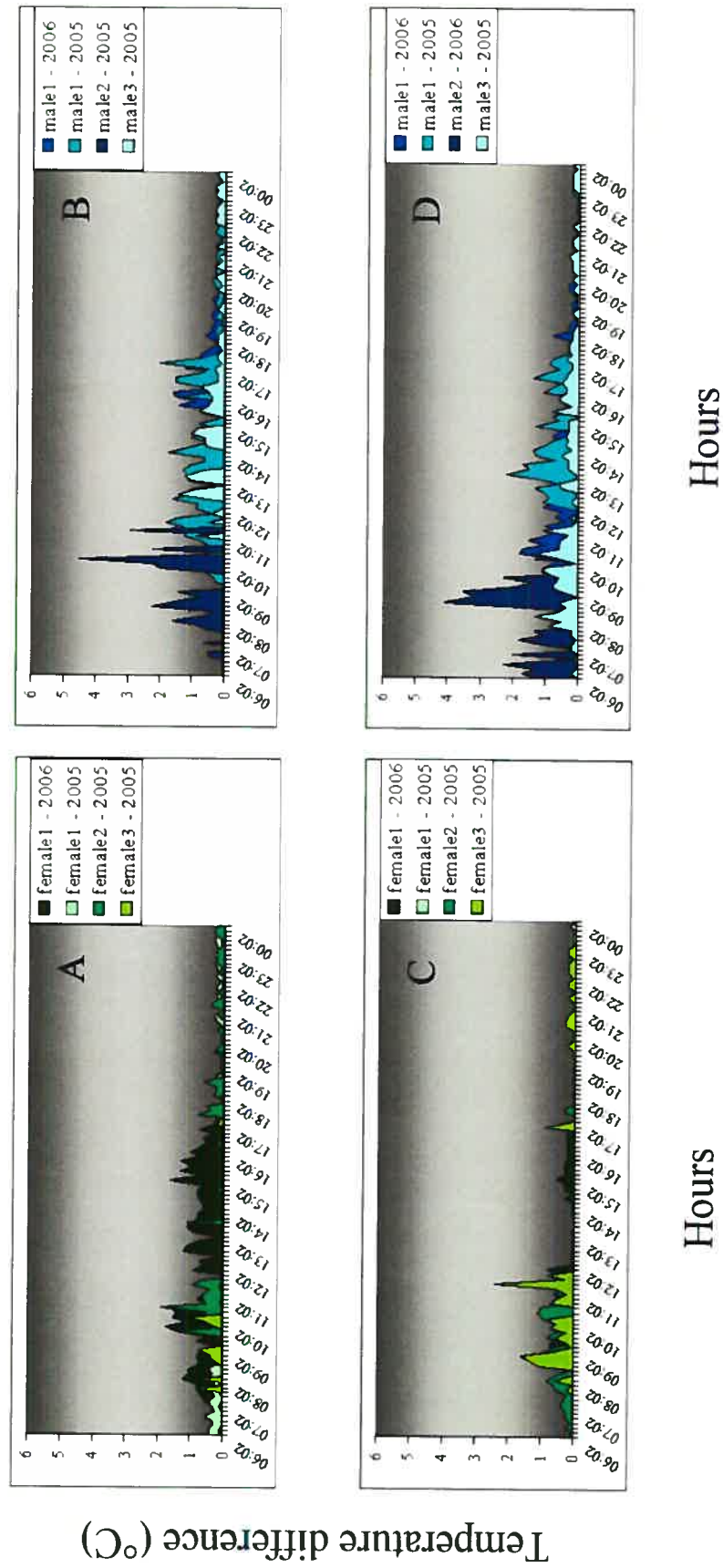


Figure 2.2. Thermogenic patterns of female (left column) and male (right column) inflorescences of *Arisaema triphyllum* at particular moments of the flowering cycle: day prior to spathe opening (A & B), spathe opening (C & D).

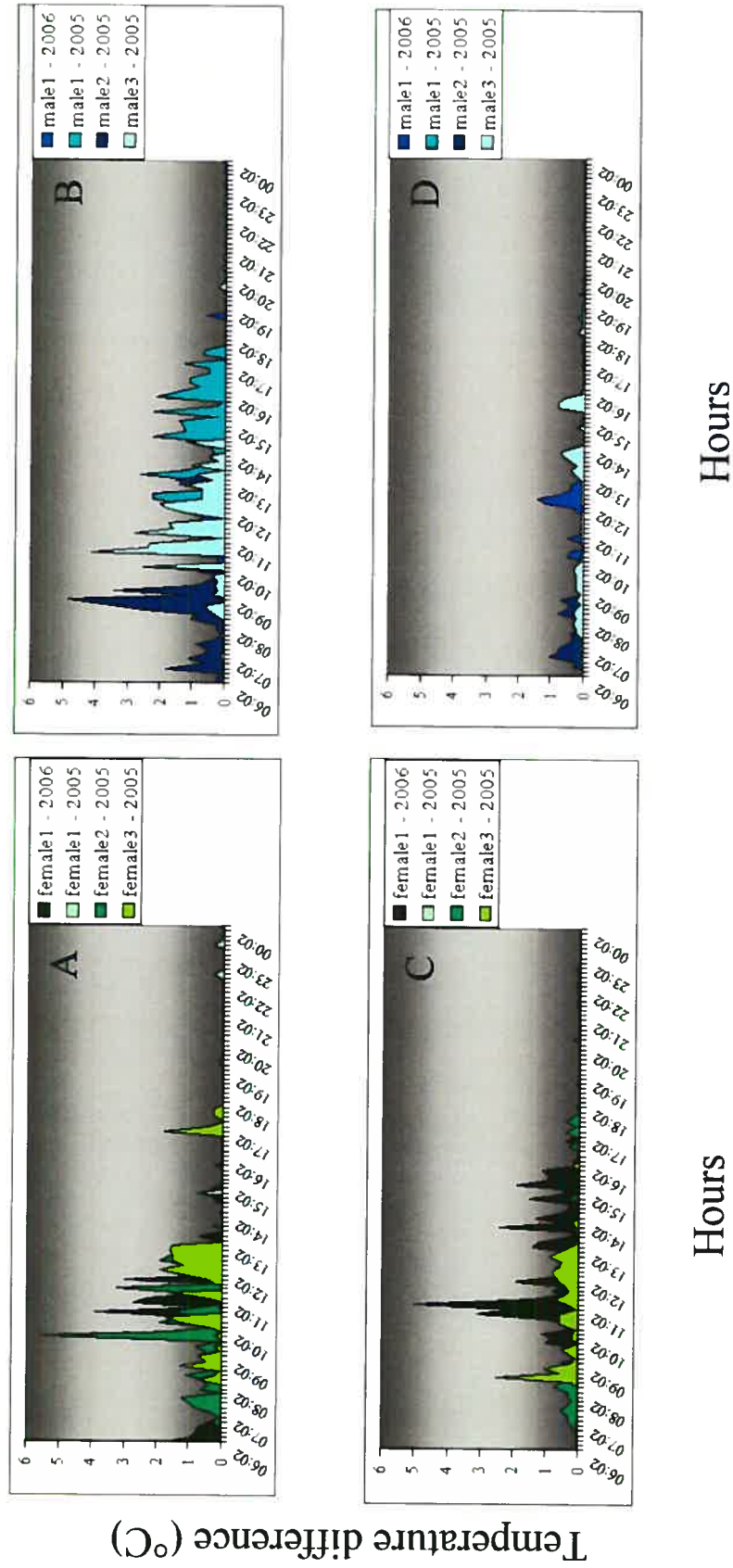


Figure 2.3. Thermogenic patterns of female (left column) and male (right column) inflorescences of *Arisaema triphyllum* at particular moments of the flowering cycle: pollination (A & B), end of pollen release (C = day before the end of the flowering cycle & D = day before the end of the flowering cycle).

## 2.6. Discussion

### 2.6.1. Flowering cycle

The flowering cycle of *Arisaema triphyllum* is much longer (20 days) than that of many other Aroid genera of a temperate climate with bisexual inflorescences such as *Arum*, *Dracunculus*, *Helicodiceros* and *Peltandra* whose flowering cycles last between 2 and 5 days (Patt et al., 1995; Seymour and Schultze-Motel, 1999; Albre et al., 2003; Seymour et al., 2003). However, it is comparable to those of two closely related Mediterranean genera, *Arisarum* and *Ambrosina*, also belonging to the subfamily Aroideae (Killian, 1929; Koach and Galil, 1986; Herrera, 1988; Barabé et al., 2004). In fact, long flowering cycles such as that of *Arisaema* are very rare in the derived Aroideae subfamily and appear to be common in genera belonging to early-diverged subfamilies Orontioideae (*Lysichiton*, *Symplocarpus*) and Pothoideae (*Anthurium*). Usually, genera with bisexual flowers have a longer flowering cycle than genera with unisexual flowers. For example, flowering in *Anthurium* (Croat, 1980) and *Symplocarpus* (Knutson, 1974) lasts more than two weeks and around 10 to 14 days in *Lysichiton* (Pellmyr and Patt, 1986).

The long blooming period in *Arisaema*, *Arisarum* and *Ambrosina* may have evolved secondarily among short flowering clades as an adaptation to maximize pollination efficiency for taxa flowering in very “inappropriate” (i.e. highly variable) weather conditions while colonizing new habitats at high latitude and/or altitude (*Arisaema*). This adaptation may also increase pollination efficiency for taxa flowering during winter (*Arisarum*, *Ambrosina*). Climate conditions can change drastically from one day to the next (e.g. frost) and consequently the activity of the pollinating insects varies drastically. *Arisarum vulgare* and *A. simorrhinum* flower from October or December to March with

anthesis lasting respectively 3-4 weeks and 20-40 days (Koach and Galil, 1986; Herrera, 1988). Similarly, *Ambrosina bassii* flowers from October to January with anthesis lasting 4-5 weeks (Killian, 1929). The long flowering period in *Arisaema* appears to converge with that of *Symplocarpus* growing in the same region. If this is true, then we expect to find a tendency for tropical *Arisaema* to have shorter flowering periods than temperate ones. In fact, the flowering period of tropical *Arisaema* species such as *A. leschenaultii*, *A. ciliatum* or *A. tortuosum* lasts between 7 and 14 days (Barnes, 1935; Vogel and Martens, 2000). On the contrary, temperate species such as *A. speciosum*, *A. consanguineum*, *A. erubescens* or *A. amurense* appear to have longer flowering periods lasting from 19 to 30 days and are comparable to *A. triphyllum* (Vogel and Martens, 2000).

On a more regional scale, it also seems that variations in the duration of the flowering period occur. In the population of *Arisaema triphyllum* studied, the duration of the flowering cycle was similar in male and female inflorescences (20 days, Table 2-I). This result differs from other published studies (Rust, 1980; Treiber, 1980; Bierzychudek, 1981a) where the flowering cycle of male inflorescences was shorter than that of females (Table 2-I). Only one study (Cook, 2004) of the flowering cycle for two populations in Michigan showed results similar to ours (Table 2-I). We can formulate the hypothesis that the duration of the flowering cycle could vary according to the population location (i.e. latitude) and climatic conditions. Such latitudinal variations have been documented in relation to plant size, number of male flowers and expression of female flowers in *Arisaema dracontium* (Dieringer and Cabrera R, 2000) and could also be true for the duration of flowering. Interestingly, the same phenomenon also occur for *Lysichiton americanum*, another North American aroid, as the duration of the flowering cycle for male and female phases for a population studied in Alaska was longer than that of a population



studied in Seattle (Pellmyr and Patt, 1986; Willson and Hennon, 1997). Further studies are needed to assess the effect of local environmental conditions on the flowering and reproductive cycles of *Arisaema* species.

### 2.6.2. Thermogenic cycle

*Arisaema triphyllum* has a thermogenic cycle, but does not show a thermogenic pattern similar to any other Aroid species studied. The thermogenic cycle in *Arisaema triphyllum* occurs over a period of 12-14 days (only 8-10 days with an open spathe) and is characterized by a weak increase in temperature of the appendix during daylight (Figure 2.1A & B).

Male and female plants show a similar thermogenetic pattern during the two consecutive years (2005-2006). The thermogenic pattern appears to be qualitatively the same, suggesting an endogenous process. However variation among years could have been induced in part by the small sample size in 2006. Moreover, the variation of weather conditions, especially between sunny and rainy days at the time of the flowering event, could also have influenced the intensity of the thermogenic pattern (Table 2-II). Also, these differences may suggest a synergic effect of solar heat and the spadix heating process on the temperature increase of the appendix.

Despite this weak production of heat by the appendix, there is a relation with the flowering cycle of other Aroideae. First, before male and female spathes unfold, there is a temperature increase that may be coupled with solar energy storage as in *Arum* (Albre et al., 2003). The thermogenic cycle for male and female plants seems to end with the release of pollen as in *Dracunculus*, *Arum* and *Helicodiceros* (Seymour et Schultze-Motel, 1999;

Albre et al., 2003; Seymour et al., 2003). After this flowering event, we did not record any temperature differences on male and female appendices.

Male and female inflorescences of *Arisaema triphyllum* exhibit different thermogenic patterns. The temperature increases when the spathe unfolds and when the pollen starts to be released by the male plant. Contrary to male plants, the appendix temperature does not increase in female plants during spathe unfolding. There is an increase in temperature over the next few days after the female spathe unfolds, in conjunction with fragrance emission. This variation of thermogenic pattern between male and female inflorescences may be an adaptation to increase reproductive success by attracting pollinators to male or female inflorescences at different stages of the flowering cycle.

In *Arisaema triphyllum*, the major difference from other Aroideae is the longer thermogenic cycle, which is qualitatively more similar to *Symplocarpus foetidus*, a North American species with bisexual flowers, whose spadix produces heat for approximately 14 days (Knutson, 1974). The main difference between these two taxa is that *S. foetidus* is able to thermoregulate its spadix temperature and that the temperature differences were far less important in *A. triphyllum*, even if both inflorescences are of a similar size. To date, there have been very few studies of thermogenic cycles in North American Araceae. *Symplocarpus foetidus* seems to be the only other North American Araceae that exhibits a thermogenic cycle. The inflorescences of *Peltandra virginica* do not produce any significant temperature increase (Thompson, 1995) and no data are available about thermogenesis in *Lysichiton americanum*. The limited thermogenic capability of *A. triphyllum* could be explained by the fact that the appendix tissue contains few starchless cell layers, suggesting insufficient energy resources for thermogenesis (Vogel and Martens,

2000). However, the spadix of *Symplocarpus foetidus* also fails to store starch and instead imports its energy for heat production from its roots (Knutson, 1974).

## 2.7 Conclusion

This is the first study to compile temperature records under natural conditions for an *Arisaema* species. Recording a thermogenic cycle can be difficult when temperature differences are not significant and can be confused with variations in solar radiation. Consequently, controlling spadix temperature differences with a non-thermogenic organ such as the petiole becomes primordial. The thermogenic cycle in *Arisaema triphyllum* is linked with pollination as in other Araceae species. The warming effect of sunlight during the day with a weak production of heat could be sufficient for the emission of an attractive odour for pollinators, without the plant expending too much energy and could be an adaptation to a temperate climate. Further studies are necessary to better understand the link between flowering cycle, production of heat and pollination mechanisms.

## **2.8. Acknowledgements**

The authors would like to thank Mrs. Karen Grislis and Pr. Christian Lacroix for their valuable comments on the manuscript. This research was supported by an individual operating grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and a grant from Les Amis du Jardin botanique de Montréal to Denis Barabé.

**Chapitre 3: Pollination ecology and reproductive success in  
Jack-in-the Pulpit (*Arisaema triphyllum*) in Québec  
(Canada)**

---

Isabelle Barriault<sup>1</sup>, Denis Barabé<sup>1</sup>, Marc Gibernau<sup>2</sup> & Louise Cloutier<sup>3</sup>

<sup>1</sup>I.R.B.V., Jardin botanique de Montréal, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, QC, H1X 2B2, Canada

<sup>2</sup>Laboratoire Évolution et Diversité Biologique, Université Paul Sabatier, UMR-CNRS 5174, Bât 4R3-B2, 31062 Toulouse Cedex 9, France.

<sup>3</sup>Collection entomologique Ouellet-Robert, Département de Sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC, H3C 3J7, Canada

Ce manuscrit contient les résultats de mes travaux de recherche sur le succès reproducteur et l'écologie de la pollinisation d'*Arisaema triphyllum*. Il sera soumis à la revue *Plant Biology* et a été rédigé sous la supervision de M. Denis Barabé et M. Marc Gibernau. Mme Louise Cloutier a confirmé l'identification des insectes.

Les objectifs de ce travail étaient :

- 3) d'étudier l'écologie de la pollinisation de deux populations naturelles d'*A. triphyllum* situées sur l'Île de Montréal (Québec);
- 4) de déterminer la diversité entomologique et l'efficacité des insectes visiteurs de ces deux populations;
- 5) d'étudier chez *A. triphyllum* les caractères floraux ainsi que le succès reproducteur.

### 3.1. Résumé

La biologie florale, l'écologie de la pollinisation et le succès reproducteur du petit prêcheur (*Arisaema triphyllum*) ont été étudiées dans deux populations de l'Île de Montréal (Québec, Canada). Les deux populations ont une plus grande proportion de plants mâles et les plants bisexués sont en même proportion (13%). L'insecte le plus efficace en tant que pollinisateur dans les deux populations étudiées appartient à la famille des Mycetophilidae, plus particulièrement au genre *Docosia*. Les Mycetophilidae représentent la famille de Diptères la plus diversifiée et abondante au sein des deux sites. Selon les comptages polliniques, un Mycetophilidae transporte en moyenne 63 grains de pollen. La charge pollinique des insectes visiteurs n'est pas différente entre les sites. Par ailleurs, plus de la moitié des inflorescences n'ont pas été visitées durant toute la période de la floraison. Les inflorescences mâles ont une plus grande probabilité d'être visitées que les inflorescences femelles et bisexuées. Le patron d'activité des insectes visiteurs est diurne, surtout avant le début de l'après-midi, et ce, dans les deux sites. Pour les deux populations d'*Arisaema triphyllum*, le taux de fructification est faible et semblable et il n'y a pas de différence entre les plants femelles et bisexués. Toutefois, le type d'inflorescence bisexuée avec une plus grande proportion de fleurs mâles que femelles ne produit jamais de fruits. La production de fruits varie d'une année à l'autre chez les plants femelles tandis qu'elle est stable pour les plants bisexués. Nous avons observé dans les deux populations étudiées une forte production naturelle de baies et de graines par infrutescence ce qui semble masquer l'effet de la pollinisation artificielle sur la production de fruits chez les inflorescences femelles et bisexuées.

**Mots clés:** Mycetophilidae, inflorescence bisexuée, charge pollinique, pollinisation artificielle.



### 3.2. Abstract

The pollination ecology and reproductive success of Jack-in-the-Pulpit (*Arisaema triphyllum*) were studied in two populations from Québec (Canada). In both populations of *Arisaema triphyllum*, the sex-ratio was male-biased and there was the same proportion of bisexual inflorescences (13%). The efficient insect pollinators among the two populations studied belonged to the family Mycetophilidae, especially to the genus *Docosia*. Mycetophilidae represented the most diversified and abundant family and each individual carried a mean of 63 grains of pollen. Also, the pollen-load among insect visitors was not different between the sites. More than half of inflorescences were never visited during the entire flowering period. Male inflorescences had a greater likelihood of being visited than female and bisexual inflorescences. Moreover, the activity pattern of insects occurred during the day, particularly before early afternoon, on the studied sites. The two populations of *Arisaema triphyllum* showed a low and similar overall fructification rate and there was no difference between female and bisexual plants. Those bisexual plants having more male than female flowers did not produce fruit. Fruit production varied among years in female plants but not in bisexual plants. The naturally higher production of berries and seeds per infructescence among the two populations seems to mask the effect of hand-pollination.

**Keywords:** Mycetophilidae, bisexual inflorescence, pollen-load, hand-pollination.

### 3.3. Introduction

Araceae is an entomophilous monocot family (Grayum, 1990). Beetles and flies are the most common pollinators of this family but bees have been observed in a few tribes (Gibernau, 2003). With regard to flies alone, there is a great diversity of Diptera pollinating Aroid species, among the most important of which are: Calliphoridae, Cecidomyiidae, Ceratopogonidae, Chloropidae, Drosophilidae, Mycetophilidae, Psychodidae, Sciaridae and Sphaeroceridae (Gibernau, 2003). The Araceae/Diptera interaction can be classified into two types, regardless of the taxonomical group of fly involved in pollination. First, the interaction can be a mutualism in which flies achieve pollination and the inflorescences represent the mating and/or laying sites of the flies (Jaenike, 1978; Grimaldi and Jaenike, 1983; Toda and Okada 1983; Okada and Yafuso, 1989; Yafuso and Okada, 1990; Yafuso, 1993; Patt et al., 1995; Mori and Okada, 2001; Sultana et al., 2006; Takenaka et al., 2006; Toda et al., in press). The second type of interaction is antagonism. Deceptive pollination is achieved by flies searching for a laying site and becoming trapped within the inflorescences during anthesis. Pollinator dupery is mainly achieved by olfactory and visual cues (Gibernau et al., 2004). Such a pollination system is only known in the tribe Areae belonging to the subfamily Aroideae with genera such as *Arisaema*, *Arisarum*, *Arum*, *Biarum*, *Helicodiceros*, *Eminium*, *Sauromatum* and *Theriophonum* (Vogel, 1978; Dakwale and Bhatnagar, 1982, 1985, 1997; Koach and Galil, 1986; Papp and Rohacek, 1987; Vogel, 1990; Kite et al., 1998; Diaz and Kite, 2002; Stensmyr et al., 2002; Albre et al., 2003; Gibernau, 2003; Angioy et al., 2004; Gibernau et al., 2004).

The deceptive genus *Arisaema* Mart. contains about 200 species mainly distributed in Asia, but three species are present in North America: *A. triphyllum* L.(Schott), *A.*

*dracontium* L.(Schott) and *A. macrospathum* Benth, which is endemic to Mexico (Dieringer and Cabrera R, 2000; Gusman and Gusman, 2002). *Arisaema triphyllum*, the species studied, is a perennial forest herb and typically grows in the understory of forests in southern Canada and the eastern United States (Bierzychudek, 1982a). Moreover, *A. triphyllum* is the most widely distributed among American species. The inflorescence of *Arisaema triphyllum* possesses a specific morphology with a central axis called the spadix surrounded by the spathe (i.e. a modified bract). The basal part of the spadix bears the flowers. The upper part of the spadix is the appendix, a specialized sterile structure, which produces heat and releases an odor to attract insect pollinators (Meeuse and Raskin, 1988; Barriault et al., unpub.). The spathe forms a basal tubular portion overtopped by a spathe-limb. In the genus *Arisaema*, insects attracted by the odor fall in to the spathe-tube, landing on the slippery appendix or spathe mouth (Vogel and Martens, 2000). The wax covering the interior wall of the spathe-tube prevents the insects from exiting by the top. After their capture in male inflorescences, the insects can exit by the small opening present at the basal portion of the spathe and may achieve cross-pollination if captured by a receptive female inflorescence. In female inflorescences, which do not possess a basal exit, insects are trapped for a time because the diameter of the tube is too narrow to allow them to fly and the walls are too smooth for them to walk on (Bierzychudek, 1982a), but see for exceptions Treiber (1980). However, some of them die of exhaustion within the spathe-tube, thus giving this trap mechanism its name, “lethal kettle trap” (Vogel and Martens, 2000).

*Arisaema triphyllum*, like many *Arisaema* species, depends on insects for pollination as there is no spontaneous self-pollination (Treiber 1980; Bierzychudek, 1981a). Several authors have mentioned that fungus gnats (Mycetophilidae and Sciaridae) are

pollinators of *A. triphyllum* (Treiber, 1980; Bierzychudek, 1981b, 1982a, 1984b; Lovett Doust et al., 1986). Fungus gnats are also described as pollinators in many *Arisaema* species in Japan and Nepal (Vogel and Martens, 2000; Nishizawa et al., 2005). Moreover, Grayum (1984) affirms that spinose pollen of *A. tortuosum* and *A. triphyllum* is linked with fly pollination. Fungus gnats are known pollinators of several other families such as Aristolochiaceae, Liliaceae, Saxifragaceae and Orchidaceae. They appear to be efficient daytime pollinators (Mesler et al., 1980; Goldblatt et al., 2004; Okuyama et al., 2004).

In two other studies (Rust, 1980; Feller et al., 2001), a thrips, *Heterothrips arisaema*, is cited as the main pollinator of *A. triphyllum*. Thysanoptera are involved in pollination of several families such as Zamiaceae, Dioscoreaceae, Moraceae; Euphorbiaceae; Annonaceae, Winteraceae, Dipterocarpaceae; Monimiaceae, Lauraceae and Malvaceae (Norton, 1984; Momose et al., 1998; Mound and Terry, 2001; Terry, 2001; Sakai, 2001; Williams et al., 2001; Solomon and Ezradanam, 2002; Mizuki et al., 2005). Since there is an ambiguity regarding the nature of the pollinators, data from the literature indicate that pollinators vary among populations of *Arisaema triphyllum*.

*Arisaema* species are unique among Araceae because they are dioecious, with male and female individuals. Male plants produce inflorescences bearing only male flowers (i.e. stamens) whereas female plants have only female flowers (i.e. ovaries) on their inflorescences.

In *Arisaema triphyllum*, the smallest individuals are vegetative, producing no inflorescence. Among mature plants, small individuals are male, large ones female and those of intermediate size can be bisexual (i.e. with both male and female flowers) (Bierzychudek, 1981a; Ewing and Klein, 1982). Frequencies of bisexual plants appear to be

very low (2-3%) in natural populations (Rust, 1980; Ewing and Klein, 1982).

Reproductive success varies greatly among individuals, populations and years. For example, in an *Arisaema* population, bad weather conditions and fluctuation of environmental factors can influence growth and mortality rate, fecundity, pathogen attacks, pollinating insect activity and resource availability (Kinoshita, 1986, 1987; Nishizawa et al., 2005). In the case of *Arisaema triphyllum*, there is also a variability of fecundity levels for female plants according to populations studied (Bierzychudek, 1984a). Pollination levels also vary among populations and years and indicate that the pollination context fluctuates (Burd, 1994; Méndez and Diaz, 2001).

With regard to the reproductive biology and pollination mechanisms in the genus *Arisaema*, the aims of this study are 1) to study the pollination ecology in two natural populations of *Arisaema triphyllum* in Québec, 2) to determine insect diversity and the efficiency of insect visitors in these populations and 3) to quantify the reproduction success in bisexual and female plants of *A. triphyllum*.

### 3.4. Materials and methods

#### 3.4.1. Study sites

The main study was conducted between May 6<sup>th</sup> and August 30<sup>th</sup> 2005 and between April 30<sup>th</sup> and August 23<sup>th</sup> 2006 on one natural population of *Arisaema triphyllum* situated in Angell Woods in the municipality of Beaconsfield (45°26'69" N; 73°53'51" W) in western Montreal Island (Québec, Canada)(AppendixII). A preliminary study of the reproductive success was conducted between May 6<sup>th</sup> and August 23<sup>th</sup> 2004. The area study (200 m<sup>2</sup>) is a sugar maple grove and white birch where the shrubs and herbaceous layers are diversified and consisting of more than 500 mature individuals that recovered 15% of area studied (Appendix III). A specimen of the population studied was collected and deposited at the Marie-Victorin Herbarium (MT): *A. triphyllum* (Barriault 25).

For complementary data, a second natural population of *A. triphyllum* was also studied in 2006 between May 3<sup>th</sup> and August 28<sup>th</sup>. This population is located at the Morgan Arboretum (45°25'57" N; 73°56'33" W), a 245 hectare forested reserve, situated on the MacDonald Campus of McGill University in Ste. Anne de Bellevue on the western tip of the island of Montreal (Québec, Canada)(Appendix II). The area studied (300 m<sup>2</sup>) is a sugar maple grove and American beech but there was only one species in shrubs layers (Appendix III). However, *Arisaema triphyllum* recovered 32% of area studied.

#### 3.4.2. Population description

We observed two types of bisexual inflorescences in the populations studied. The first type is characterized by many female flowers and a low number of male flowers which will be referred to as “bisexual female” (BF). The second type of bisexual plant is “bisexual

male” (BM) with proportionally more male flowers and fewer female flowers. In order to quantify the frequencies of these four types of inflorescences, the majority of plants in area study were sexed, i.e. 496 plants in the population in Angell Woods and 515 plants in the population at the Morgan Arboretum. Differences in frequencies of plant sex between populations were analyzed by Chi-Square tests (Systat 11, 2004).

### **3.4.3. Insect visitation pattern**

Frequency of insect visits was observed every day for 185 plants (79 male, 80 female and 26 bisexual) between May 11<sup>th</sup> and 27<sup>th</sup> 2005 in Angell Woods. Each inflorescence was observed 3 times a day in the morning (between 9 a.m.-10 a.m.), at midday (12 p.m.-1 p.m.) and at the end of the afternoon (5:30 p.m.-6:30 p.m.) to determine the insect visitation pattern. Each observation consisted to verify if there were insects present in inflorescence. A total of 8112 inflorescence visits occurred in 2005, 3472 on male, 3511 on female and 1129 on bisexual inflorescences. It is important to note that insects were not captured in the floral chamber and could escape by the top of spathe-tube. The small hole at the base of the male inflorescence was closed with duct tape to avoid insects escaping by this hole and to delay their departure from the tubular spathe. The insects present in the spathe-tube were collected with a brush, preserved with 70% alcohol and identified to the family level for all specimens and at the genus level for Dipteran specimens. Frequencies of insect visits at different times of the day (morning, noon, afternoon) or to different types of inflorescences (male, female or bisexual) were compared by Chi-Square tests (Systat 11, 2004).

The following year (2006), frequency of insect visits was observed in the two populations. Each inflorescence was examined once or twice a day during the morning

(between 9 a.m.-10 a.m.) and during early afternoon (2 p.m.-3 p.m.) for 118 plants in Angell Woods (49 male, 44 female and 25 bisexual) and for 133 plants at the Morgan Arboretum (60 male, 38 female and 36 bisexual). The inflorescences of the two populations studied were checked alternately, i.e. during two consecutive days, the inflorescences in Angell Woods were examined twice a day (morning and early afternoon) while those at the Morgan Arboretum were examined once (morning). After these two days, the pattern was reversed. This sampling pattern was repeated throughout the duration of the pollination study. The Angell Woods population was sampled between May 7<sup>th</sup> and 18<sup>th</sup> and the Morgan Arboretum population between May 9<sup>th</sup> and 18<sup>th</sup>. During this study, the inflorescences were checked a total of 2109 times (883 male, 783 female and 443 bisexual inflorescences) in Angell Woods and 1865 times (836 male, 525 female and 504 bisexual inflorescences) at the Morgan Arboretum.

Insects were collected with an aspirator and identified. This technique permits quantification of pollen loads and determination of the efficiency of each species as pollinators. Differences in pollen loads between taxa and sites in 2006 were analyzed using a generalized linear model (GLIM, 1986) with a Poisson error (count data, Chi-square statistics). First, a model with all 20 insect taxa collected in 2006, the 2-level factor “site” (Angell and Morgan Woods) and their interaction was fitted to the data (full model). Data over-dispersion was corrected by Pearson’s Chi-square (Crawley, 1993). Afterwards, the interaction and the effect were removed in a backward way. Finally, simplified models grouping certain insect taxa were adjusted to the data and only those which were not significantly different from the full model (Chi-square test) were retained (simplified models). The simplified model allowed to group taxa in pollinating classes while in full



model, each taxa is considered different. All insects identified in 2005 and 2006 were deposited at the Collection entomologique Ouellet-Robert at the Université de Montréal.

#### **3.4.4. Floral characters**

The number of flowers was counted on 20 bisexual (14 BF and 6 BM), 30 male and 30 female inflorescences in the Angell Woods population. Differences in flower number among the different types of inflorescences were tested by ANOVAs after square-root transformation of the data (Systat 11, 2004). Finally, the number of ovules per flower was counted for a total of 805 ovaries from 14 bisexual female (BF) and 231 ovaries from 6 bisexual male (BM) inflorescences and a total of 2165 ovaries from 30 female inflorescences. Also, the number of stamens per flower was counted for a total of 119 flowers from 14 bisexual female (BF) and 55 flowers from 6 bisexual male (BM) inflorescences and a total of 1258 flowers from 30 male inflorescences.

#### **3.4.5. Reproductive success**

First, the fructification rate of non-manipulated inflorescences was determined during three consecutive years (2004-2006) in Angell Woods and in 2006 at the Morgan Arboretum. The survey was conducted in Angell Woods on 40 female and 36 bisexual female (BF) inflorescences in 2004 and on 119 female and 76 bisexual female (BF) inflorescences in 2005. In 2006, the two populations were surveyed: 106 female and 33 bisexual inflorescences (24 BF and 9 BM) in Angell Woods and 62 female and 61 bisexual inflorescences (45 BF and 16 BM) at the Morgan Arboretum. In 2004 to 2006 in Angell Woods and in 2006 at the Morgan Arboretum, reproductive success was recorded only

when an infructescence reached complete maturation with developed red berries (i.e. fruits). All the successful infructescences were collected in autumn for berry and seed counts. Differences in fructification rates between female and bisexual infructescences and among years were analysed by Chi-Square tests (Systat 11, 2004). Differences in fruit and seed numbers between female and bisexual infructescences (i.e. count data) were analysed by ANOVAs after square-root transformation of the data (Systat 11, 2004).

To verify spontaneous self-pollination and/or apomixis, we bagged 20 bisexual female (BF) and 14 female inflorescences before spathe unfolding in Angell Woods in 2005. Second, hand-pollinations were performed on bagged inflorescences (21 female and 6 [5BF and 1 BM] bisexual) in Angell Woods and (20 female and 9 [8 BF and 1 BM] bisexual) at the Morgan Arboretum in 2006. Hand-pollinations consisted of pollinating receptive female and bisexual inflorescences with a small paint-brush using fresh pollen harvested from male inflorescences located at least 3 metres away from the pollinated plants. Fruit and seed sets were counted on these pollinated infructescences. Differences in fructification rates between female and bisexual infructescences and between naturally and hand-pollinated infructescences were analysed by Chi-Square tests (Systat 11, 2004). Differences of fruit and seed numbers (i.e. count data) between female and bisexual infructescences, and between naturally and hand-pollinated infructescences were analysed by ANOVAs after square-root transformation to the data (Systat 11, 2004).

#### **3.4.6. Microscopy**

##### **Scanning electron microscopy**

Inflorescences of *Arisaema triphyllum* L.(Schott) used for the SEM Photography were collected by the first author in the living collections of the Montreal Botanical Garden in

2006 and stored in 70% ethanol. They were dissected under a stereo microscope to expose the male flowers and dehydrated in a graded ethanol series to absolute ethanol. Dissected inflorescences were then dried in a LADD model 28000 critical point dryer using CO<sub>2</sub> as a transitional fluid, mounted on metal stubs, and ground with conductive silver paint. Specimens were sputter coated to approximately 30 nm using a DENTON VACUUM Desk II sputter coater and viewed with a Cambridge S604 scanning electron microscope (SEM) with digital imaging capabilities (SEMICAPS®) at the University of Prince Edward Island.

Insects of the genus *Docosia* Winnertz (Mycetophilidae) used for this study were collected in Angell Woods in 2006. Insects were collected and stored in 70% ethanol. Insects were mounted on metal stubs, and ground with conductive silver paint. Specimens were sputter coated to approximately 50 nm using a HUMMER II sputter coater and viewed with a JEOL JSM-35 scanning electron microscope (SEM) with Kodak Tmax 100 pro film at the Université de Montréal.

### 3.5. Results

#### 3.5.1. Population description

Each mature plant always had a single inflorescence. In the two populations studied, the sex-ratio of plants was more or less male-biased (Table 3-I). The frequencies of plant sex were significantly different between the two populations ( $\chi^2_2 = 41.67$ ;  $P < 10^{-5}$ ). Angell Woods had proportionally twice as many female plants and less male plants than the Morgan Arboretum population (Table 3-I). Bisexual inflorescences were common (about 13%) in both populations (Table 3-I) and at comparable frequencies ( $\chi^2_1 = 0.5$ ;  $P = 0.48$ ). Two different types of bisexual inflorescences were observed. The BF type exhibited far more female flowers ( $57.5 \pm 12.8$  SD) than male flowers ( $3.9 \pm 2.1$  SD) and never release pollen. Conversely, the BM type presented proportionally more male flowers ( $19.8 \pm 12.5$  SD) which release pollen, and fewer female flowers ( $38.5 \pm 14.2$  SD). The BF type was the most frequent in both populations, representing about 80% of bisexual inflorescences (Table 3-II). The frequencies of the two types of bisexual inflorescences were not statistically different between the two populations ( $\chi^2_1 = 0.68$ ;  $P = 0.41$ ).

Table 3-I. Numbers and frequencies of the sex of different plants for the populations of *Arisaema triphyllum* in Angell Woods and at the Morgan Arboretum (2006).

Plant Sex	Male plant	Female plant	Bisexual plant	Total
Angell Woods	271 (54.6%)	165 (33.3%)	60 (12.1%)	496
Morgan Arboretum	363 (70.5%)	82 (15.9%)	70 (13.6%)	515

Table 3-II. Numbers and frequencies of the different bisexual inflorescences for the populations of *Arisaema triphyllum* in Angell Woods and at the Morgan Arboretum (2006).

BF: Bisexual female inflorescence characterized by many female flowers and a low number of male flowers. BM: Bisexual male inflorescence characterized by more male flowers and fewer female flowers. See text for more detail.

<b>Bisexual inflorescence</b>	<b>BF</b>	<b>BM</b>	<b>Total</b>
<b>Angell Woods</b>	49 (81.7%)	11 (18.33%)	60
<b>Morgan Arboretum</b>	53 (75.7%)	17 (24.3%)	70

### 3.5.2. Insect visitation pattern

The diversity of insect visitors was relatively high, represented by 24 families and 15 genera of Diptera and one species of Thysanoptera. The collected entomofauna in Angell Woods appeared to be less diversified at the Morgan Arboretum (Table 3-III). Flies from the Mycetophilidae, Cecidomyiidae, Chironomidae and Thysanoptera (Heterothripidae) were observed most frequently in Angell Woods in both 2005 and 2006. Together they represented 72% of insect visitors in 2005 and 82% in 2006 in Angell Woods (Table 3-III). Different families were most common at the Morgan Arboretum -- flies from the Mycetophilidae, Sciaridae and Chironomidae, representing 76% of the total number of insects (Table 3-III).

Table 3-III. Families of insects collected in the spathes of *Arisaema triphyllum* in Angell Woods (2005-2006) and at the Morgan Arboretum (2006) (Montréal, Canada). The total number (Total) and frequency (%) of insects belonging to a family are indicated. The most abundant families are in bold type.

Order	Family	Angell Woods 2005		Angell Woods 2006		Morgan Arboretum 2006	
		Total	%	Total	%	Total	%
<b>Diptera</b>	<b>Mycetophilidae</b>	<b>42</b>	<b>28.57</b>	<b>64</b>	<b>51.2</b>	<b>33</b>	<b>39.76</b>
<b>Diptera</b>	<b>Sciaridae</b>	3	2.04	3	2.4	17	20.48
<b>Diptera</b>	<b>Cecidomyiidae</b>	<b>36</b>	<b>24.49</b>	<b>14</b>	<b>11.2</b>	2	2.41
<b>Diptera</b>	<b>Chironomidae</b>	<b>9</b>	<b>6.12</b>	<b>14</b>	<b>11.2</b>	<b>13</b>	<b>15.66</b>
Diptera	Empididae	1	0.68	0	0	0	0
Diptera	Tipulidae	0	0	1	0.8	2	2.41
Diptera	Culicidae	0	0	5	4	1	1.21
Diptera	Chaoboridae	2	1.36	4	3.2	0	0
Diptera (Brachycera)		1	0.68	0	0	0	0
Collembola		2	1.36	1	0.8	1	1.21
Hemiptera		5	3.4	1	0.8	0	0
Hemiptera (larvae)		3	2.04	2	1.6	7	8.43
<b>Thysanoptera</b>	<b>Heterothripidae</b>	<b>19</b>	<b>12.93</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>1</b>	<b>1.21</b>
Coleoptera	Lathridiidae	15	10.2	3	2.4	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	0	0	1	0.8	0	0
Coleoptera	Chrysomelidae	0	0	0	0	1	1.21
Coleoptera	Coccinellidae	3	2.04	0	0	1	1.21
Coleoptera	Tenebrionidae	0	0	0	0	2	2.41
Coleoptera	Erotylidae	1	0.68	0	0	0	0
Homoptera	Aphididae	1	0.68	0	0	0	0
Psocoptera		1	0.68	0	0	0	0
Neuroptera		1	0.68	0	0	0	0
Hymenoptera		2	1.36	1	0.8	1	1.21
Hymenoptera	Ichneumonidae	0	0	0	0	1	1.21
Hymenoptera	Apoidea	0	0	1	0.8	0	0
	Total	147	100	125	100	83	100



For the Diptera, the most diverse family observed was the Mycetophilidae, with seven genera in Angell Woods and three genera at the Morgan Arboretum (Table 3-IV). It is important to note that some Diptera specimens were too damaged to permit identification at the genus level. In these cases, insects were identified only at the family level (Angell Woods : 4 Mycetophilidae; 3 Cecidomyiidae and 6 Chironomidae) (Arboretum Morgan : 1 Sciaridae; 1 Cecidomyiidae and 4 Chironomidae). These insects are not included in Table 3-IV. The other families were less diverse, represented in general by only one genus and rarely by two genera (Cecidomyiidae, Sciaridae, Chironomidae) in one of the two populations studied (Table 3-IV). *Docosia* (Mycetophilidae) was the most abundant genus in both years and populations studied (Table 3-IV). The fly genera *Exechia*, *Mycetophila* (Mycetophilidae), *Parallelodiplosis* (Cecidomyiidae) and *Heterothrips arisaema* (Thysanoptera) were also abundant in Angell Woods in both years. In the case of the Morgan Arboretum, *Bradysia* (Sciaridae) with an unidentified Chironomini were the second most abundant genus (Table 3-IV).

Table 3-IV. Genera of insects collected in the spathes of *Arisaema triphyllum* in Angell Woods (2005-2006) and at the Morgan Arboretum (2006) (Montréal, Canada). The total number of insects belonging to a genus is indicated. The most abundant genus are in bold type.

Order	Family	Subfamily/Tribe/ Genera/species	Angell Woods 2005	Angell Woods 2006	Morgan Arboretum 2006	Total
Diptera	Mycetophilidae	<i>Brevicornu</i>	1	7	2	10
Diptera	Mycetophilidae	<b><i>Docosia</i></b>	<b>26</b>	<b>34</b>	<b>27</b>	<b>87</b>
Diptera	Mycetophilidae	<b><i>Exechia</i></b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>0</b>	<b>15</b>
Diptera	Mycetophilidae	<i>Exechiopsis</i>	1	0	0	1
Diptera	Mycetophilidae	<b><i>Mycetophila</i></b>	<b>5</b>	<b>7</b>	<b>4</b>	<b>16</b>
Diptera	Mycetophilidae	<i>Phronia</i>	1	2	0	3
Diptera	Mycetophilidae	<i>Rymosia</i>	0	1	0	1
Diptera	Mycetophilidae	<i>Trichonta</i>	1	1	0	2
Diptera	Sciaridae	<b><i>Bradysia</i></b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>16</b>	<b>21</b>
Diptera	Sciaridae	<i>Scatopsciara</i>	0	1	0	1
Diptera	Cecidomyiidae	<i>Caryomyia</i>	3	0	0	3
Diptera	Cecidomyiidae	<b><i>Parallelodiplosis</i></b>	<b>33</b>	<b>11</b>	<b>1</b>	<b>45</b>
Diptera	Chaoboridae	<i>Chaoborus</i>	2	3	0	5
Diptera	Chironomidae	<b>Chironomini (tribe)</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>9</b>	<b>20</b>
Diptera	Chironomidae	Orthocladiinae (subfamily)	3	3	0	6
Thysanoptera	Heterothripidae	<b><i>Heterothrips arisaema</i></b>	<b>19</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>30</b>
		Total	111	95	60	266

Insect visits were rare despite the 147 insects collected in 2005 because they were the result of 8112 inflorescence surveys. The same held true in 2006, with 125 insects collected in 2006 in Angell Woods out of 2109 surveys and 83 insects collected out of 1865 surveys at the Morgan Arboretum. Among inflorescences visited, the mean insect visiting rate for the flowering period (10-12 days) in 2005 was similarly low for male ( $1.6 \pm 0.8$  SD), female ( $1.5 \pm 0.8$  SD) and bisexual ( $1.4 \pm 0.7$  SD) inflorescences. In fact, in 2005, most of the inflorescences in Angell Woods (80% bisexual; 72% female and 63% male) were not visited during their entire flowering cycle. The chances of being visited were marginally different according to the gender ( $\chi^2_2 = 6$ ;  $P = 0.05$ ). Male inflorescences had a greater chance (38%) of being visited than female or bisexual inflorescences (25%) ( $\chi^2_1 = 4.96$ ;  $P = 0.026$ ). Most inflorescences visited (60-70%) were visited only once during their flowering cycle (Barriault et al. unpub.), some twice (20-30%) and very few three times (10%). No differences in visitation rate were detected among genders ( $\chi^2_6 = 6.94$ ;  $P = 0.33$ ).

In 2005 in Angell Woods, inflorescences of both sexes tended to be visited more in the morning (45%) or around noon (35%) than at the end of the day (21%) and these differences were significant ( $\chi^2_2 = 11.84$ ;  $P = 0.003$ ). This visitation pattern was not different for the three types of inflorescence gender ( $\chi^2_4 = 5.18$ ;  $P = 0.27$ ).

In 2006, the frequency of inflorescences visited according to the period of the day (morning or early afternoon) was significantly different among genders in Angell Woods ( $\chi^2_2 = 13.28$ ;  $P = 0.001$ ) but not at the Morgan Arboretum ( $\chi^2_2 = 1.65$ ;  $P = 0.44$ ).

In 2005, in Angell Woods, the number of insect visitors collected in both genders was significantly different ( $\chi^2_2 = 13.26$ ;  $P = 0.001$ ) according to the period of the day (morning, noon or end of the day). In 2006, in Angell Woods, there was no difference

( $\chi^2_1 = 0.97$ ;  $P = 0.32$ ) in insect activity period when inflorescences of both sexes were combined, but it was significant at the Morgan Arboretum ( $\chi^2_1 = 4.35$ ;  $P = 0.037$ ). There was no difference between the pattern of insect activity between the two populations in 2006 ( $\chi^2_1 = 1.01$ ,  $P = 0.31$ ).

### 3.5.3. Pollen loads

Pollen loads varied significantly among the different visiting insects of *Arisaema triphyllum* ( $\chi^2_{19} = 77.9$ ,  $P < 10^{-7}$ ) but no significant differences were found between the sites ( $\chi^2_1 = 0.14$ ,  $P = 0.71$ ) or for the interaction site \* taxa ( $\chi^2_{14} = 13.7$ ,  $P = 0.47$ ). We retain the simplified model that grouping the different species within one of the four classes because this model was not significantly different of full model where each species was different ( $\Delta\chi^2_{16} = 22.2$ ,  $P = 0.13$ ). In this simplified model, pollinators can be divided into four distinct classes: non-pollinators, poor, medium and good pollinators ( $\chi^2_3 = 55.7$ ,  $P < 10^{-7}$ ; Figure 3.1). The limits of each class were determined by generalized linear model (GLIM, 1986). It is important to note that all insects collected in 2006 for pollen load counting carried only one type of pollen grain (Figure 3.2.A). To confirm that grains of pollen carried by insects belonged to *Arisaema triphyllum*, the pollen of stamens of *A. triphyllum* was photographed using scanning electron microscopy. Pollen comparison confirmed that the pollen carried by insects collected in spathes of *A. triphyllum* did indeed belong to this species (Figure 3.2.B).

In 2006, the genus *Docosia* (Figure 3.2.C-D) (Mycetophilidae) (61 specimens), was the most abundant in both populations and showed a good pollen load (50-70 grains of pollen; Figure 3.1). The second most common genus, *Mycetophila* (Mycetophilidae) (11

specimens), was also classified as a good efficient insect (80 and + grains of pollen; Figure 3.1). It was more difficult to determine the important pollinators for the other genera, as their frequencies appeared to be variable across populations. Taking into account the total number of insects per genus in 2006, *Bradysia* (Sciaridae) (18 insects) was the most abundant genus and was represented mostly at the Morgan Arboretum (16 specimens). The tribe Chironomini (Chironomidae) (14 insects) was well represented in both populations. Both of these taxa were considered to be insects with medium pollinating efficiency (20-40 grains of pollen; Figure 3.1). *Parallelodiplosis* (Cecidomyiidae) (12 insects) appeared to be predominant in Angell Woods (11) but very rare (one collection) at the Morgan Arboretum in 2006. Moreover, this taxa appeared to have poor pollinating efficiency. In fact, 58% of the insects did not carry any pollen. Finally, *Heterothrips arisaema* (11 insects) was dominant in Angell Woods (10) but represented by only one insect at the Morgan Arboretum in 2006 and classified as a species with poor pollinating efficiency (1-15 grains of pollen; Figure 3.1). The other species and families classified as insects with good pollinating efficiency (*Rymosia*, Hymenoptera and Tipulidae) were found only rarely (1, 2 and 3 insects respectively). Finally, the last group of insects with good pollinating efficiency was represented by Hemiptera, with 10 specimens, of which 30% did not carry any pollen.

Pollinator class	
	poor
	medium
	good

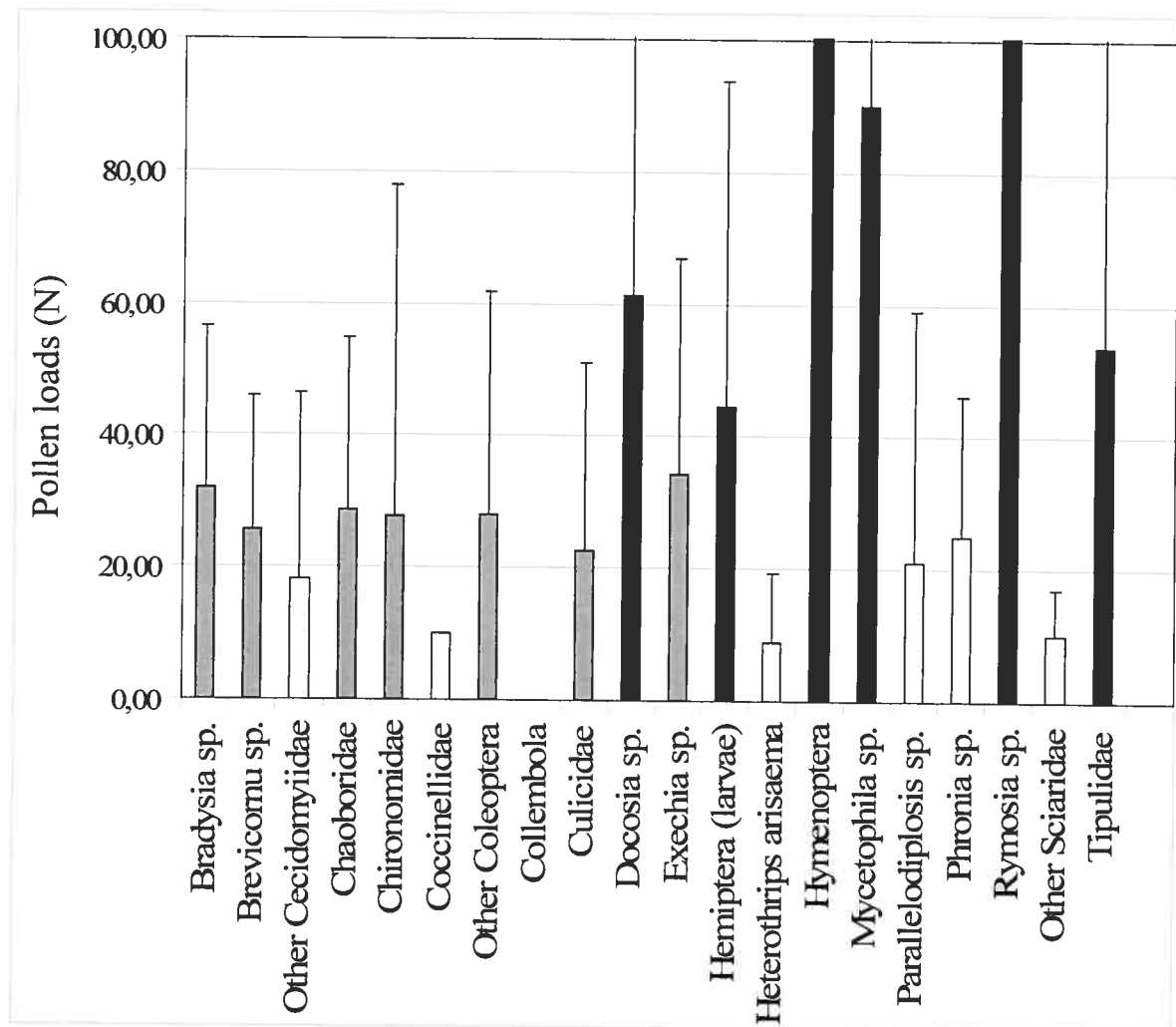


Figure 3.1. Pollen loads of the different visiting insects of *Arisaema triphyllum* in 2006. The four pollinator classes are significantly different. The class non-pollinators is only represented by the Collembola.

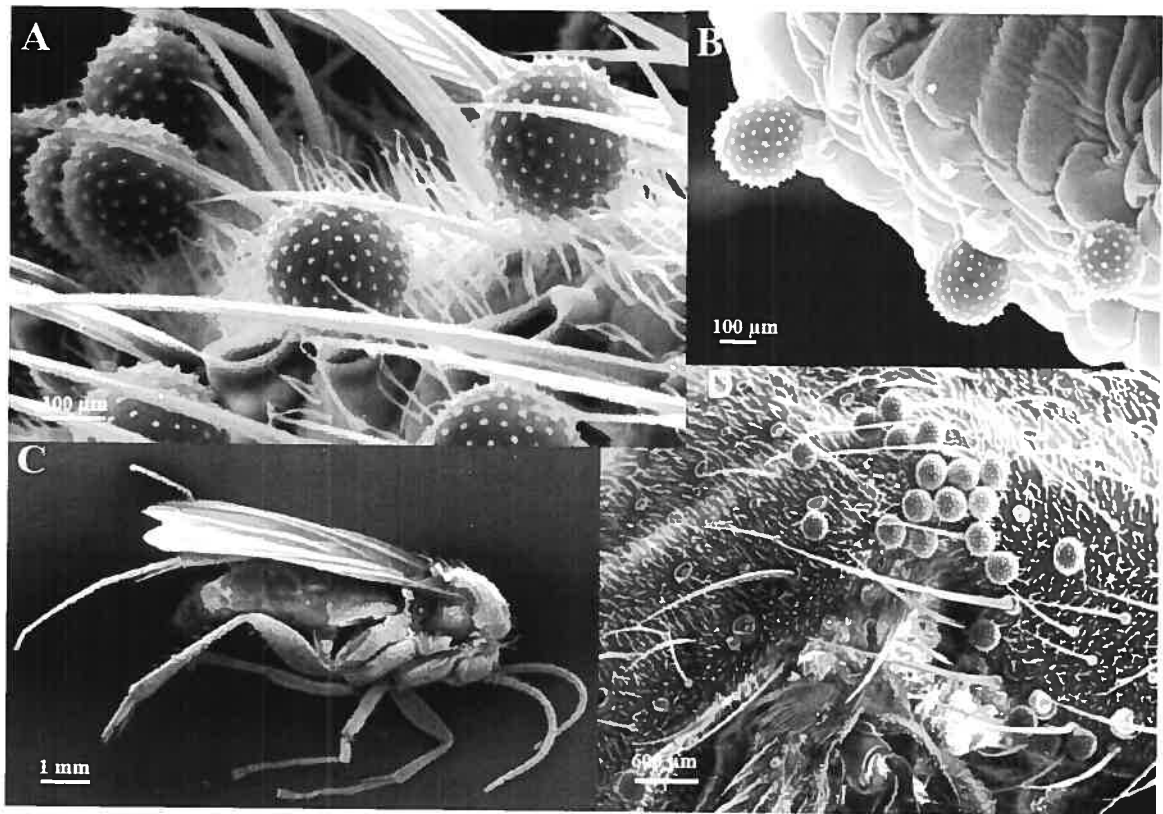


Figure 3.2. Pollen grains of *Arisaema triphyllum* and *Docosia* sp. (Mycetophilidae)

A. Close up view showing pollen grains of *Arisaema triphyllum* between thoracic hairs of *Docosia* sp. (Mycetophilidae).

B. Pollen of *Arisaema triphyllum* on the epidermal surface of stamen.

C. General view of *Docosia* sp. (Mycetophilidae) collected in the inflorescence of *Arisaema triphyllum*.

D. View of the thorax showing the pollen grains carried by *Docosia* sp. (Mycetophilidae).

### 3.5.4. Floral characters

The average number of male flowers on male inflorescences ( $41.9 \pm 9.2$  SD) was lower than the average number of female flowers on female inflorescences ( $72.2 \pm 16.9$  SD). There was a significant difference between the number of ovules per female flower ( $F_{2, 47} = 3.9$ ;  $P = 0.027$ ) according to type of inflorescence with female flowers. The only significant difference ( $P = 0.045$ ) among averages of ovule number per flower was found between female inflorescences ( $5.5 \pm 1.1$  SD) and BM ones ( $4.6 \pm 0.7$  SD). All the other mean comparisons with BF ( $4.6 \pm 1.3$  SD) were non significant ( $P = 0.27$ ).

Contrary to ovule numbers, there was no significant difference in the number of stamens per male flower ( $F_{2,47} = 2.14$ ;  $P = 0.13$ ) according to type of inflorescence with male flowers. The overall average of stamens per flower was  $2.1 \pm 0.7$  SD with male inflorescences having  $2 \pm 0.3$  SD, BF ( $1.9 \pm 0.7$  SD) and BM ( $2.4 \pm 0.8$  SD).

### 3.5.5. Spontaneous self-pollination and/or apomixis

Inflorescences (20BF and 14 female) bagged for the entire duration of their flowering cycle did not produce fruit, indicating that there is no self-pollination or apomixis in *Arisaema triphyllum*.

### 3.5.6. Reproductive success

First, it is important to note that none of the 25 bisexual male plants (BM) produced fruit in 2006. The next results apply only to bisexual female plants (BF). The overall fructification rate (considering both female and bisexual plants) varied among years (2004-2006) in Angell Woods ( $\chi^2_2 = 27.78$ ;  $P < 10^{-6}$ ) with the least amount of fructification in 2005 (12.82%) in comparison to 2006 (37.41%) and 2004 (22.37%). No difference in the



overall fructification rate was found between the two populations (Angell Woods: 37.41% and Morgan Arboretum: 28.46%) in 2006 ( $\chi^2_1 = 2.36$ ;  $P = 0.125$ ).

Fructification rate was not different between female and bisexual inflorescences in Angell Woods in 2004 and 2005 (respectively:  $\chi^2_1 = 0.34$ ;  $P = 0.56$  and  $\chi^2_1 = 2.7$ ,  $P = 0.10$ ). The same held true in 2006 for the Morgan Arboretum population ( $\chi^2_1 = 0.89$ ;  $P = 0.35$ ). The fructification rate for bisexual plants in 2006 in Angell Woods was abnormally high (66.67%). This fact caused a difference in the fructification rate between bisexual plants among years (2004-2006) in Angell Woods ( $\chi^2_2 = 43.98$ ;  $P < 10^{-6}$ ) and between the two populations in 2006 ( $\chi^2_1 = 15.88$ ;  $P < 10^{-4}$ ). Contrary to bisexual plants, the fructification rate of female plants did not vary significantly among years (2004-2006) in Angell Woods ( $\chi^2_2 = 5.13$ ;  $P = 0.077$ ).

According to the inflorescences observed for the frequency of insect visits in 2005 in Angell Woods, only 10% of bisexual and 16% of female plants that were visited by insects at least once produced fruit. On the other hand, 90% of bisexual and 84% of female inflorescences visited by insects were not pollinated.

The number of berries varied statistically between female inflorescences among years (2004-2006) in Angell Woods ( $F_{2, 52} = 3.26$ ;  $P = 0.046$ ). The years 2004 and 2005 were not statistically different ( $P = 1$ ) nor were 2004 and 2006 ( $P = 0.51$ ). However, there was a difference between 2005 and 2006 ( $P = 0.048$ ) (Table 3-V).

The same results applied for the seeds. The number of seeds was statistically different between female inflorescences among years (2004-2006) in Angell Woods ( $F_{2, 52} = 3.86$ ,  $P = 0.027$ ). The years 2004 and 2005 were not statistically different ( $P = 1$ ) nor

were 2004 and 2006 ( $P = 0.40$ ). However, there was a difference between 2005 and 2006 ( $P = 0.027$ ) (Table 3-V).

The numbers of berries and seeds were not statistically different between bisexual inflorescences among years (2004-2006) in Angell Woods ( $F_{2,33} = 0.36$ ,  $P = 0.7$ ) and ( $F_{2,33} = 0.12$ ,  $P = 0.89$ ) respectively.

Table 3-V: Mean number of berries and seeds per female and bisexual female (BF) inflorescences in Angell Woods (2004-2005) and Arboretum Morgan (2006).

<b>Wood</b>	<b>Year</b>	<b>Inflorescence sex</b>	<b>Number of inflorescence</b>	<b>Mean number of berries per inflorescence <math>\pm</math> SD</b>	<b>Mean number of seeds per inflorescence <math>\pm</math> SD</b>
Angell	2004	Female	7	25,3 $\pm$ 18,7	33,7 $\pm$ 25,9
Angell	2005	Female	7	15,6 $\pm$ 9,0	26,9 $\pm$ 22,4
Angell	2006	Female	30	30,0 $\pm$ 21,1	21,1 $\pm$ 39,7
Morgan	2006	Female	20	40,6 $\pm$ 20,4	73,5 $\pm$ 48,5
Angell	2004	Bisexual	10	20,8 $\pm$ 18,1	30,1 $\pm$ 30,0
Angell	2005	Bisexual	19	15,8 $\pm$ 14,5	21,6 $\pm$ 22,3
Angell	2006	Bisexual	22	25,3 $\pm$ 20,0	36,6 $\pm$ 32,7
Morgan	2006	Bisexual	13	31,4 $\pm$ 24,9	49,3 $\pm$ 48,0

In hand-pollinated experiments, none of the 25 BM produced fruits. The fructification rates in hand-pollinated plants were not statistically different between BF and female inflorescences at the Morgan Arboretum ( $\chi^2_1 = 1.86$ ;  $P = 0.17$ ) but significantly different in Angell Woods ( $\chi^2_1 = 3.86$ ;  $P = 0.05$ ) because none of the hand-pollinated BF plants ( $n=6$ ) produced fruits.

When comparing naturally and hand-pollinated inflorescences, the fructification rate was significantly different, with a lower fructification rate for natural pollination (32%) as compared to experimental hand pollinated ones (80%) for female plants at the Morgan Arboretum ( $\chi^2_1 = 13.99$ ;  $P < 10^{-3}$ ) but no significant differences were observed in Angell Woods ( $\chi^2_1 = 1.745$ ;  $P = 0.186$ ). All BF plants (6) hand-pollinated in Angell Woods in 2006 failed to produce berries or seeds and there was no significant difference between natural and hand-pollinated BF plants at the Morgan Arboretum ( $\chi^2_1 = 3.685$ ;  $P = 0.055$ ).

The number of berries and seeds between the two populations and for naturally and hand-pollinated female inflorescences was not significantly different ( $F_{1,67} = 0.02$ ;  $P = 0.89$ ) and ( $F_{1,67} = 0.001$ ;  $P = 0.98$ ) respectively. It is interesting to note that even the fructification rate of hand-pollinated female plants was high at the Morgan Arboretum; the mean number of berries and seeds were similar between naturally (40.6 berries  $\pm$  20.4 and 73.5 seeds  $\pm$  48.5) and artificially pollinated plants (41.2 berries  $\pm$  18.8 and 65.7 seeds  $\pm$  41.2).

It is impossible to analyse the results for the number of berries and seeds between bisexual inflorescences pollinated naturally or by hand, because there was no fructification in Angell Woods among hand-pollinated bisexual inflorescences. However, bisexual plants hand-pollinated at the Morgan Arboretum showed a higher mean of berries (38.4  $\pm$  13.4) and seeds (49.8  $\pm$  22.6) than female plants.

### 3.6. Discussion

#### 3.6.1. Population description

In both populations of *Arisaema triphyllum* studied, the sex-ratio was male-biased, thus male plants were more common than female. Our observations confirm previous studies (Bierzzychudek 1981a, Richardson and Clay 2001, Policansky, 1981). However, Lovett Doust and Cavers (1982) observed one female-biased population.

There was a significant difference between the populations of Angell Woods and the Morgan Arboretum regarding the sex frequency of plants. The number of female inflorescences was greater in Angell Woods, but the frequency of bisexual inflorescences was similar in the two populations. In *Arisaema triphyllum*, which presents a type III pattern of sex-change (Richardson and Clay 2001), frequencies among populations and years varied for female inflorescences but tended to be stable for bisexual inflorescences. The two populations studied possessed about 13% bisexual inflorescences, similar to populations studied by Lovett Doust and Cavers (1982). However, Rust (1980) and Ewing and Klein (1982) found very few (2%) bisexual plants. Two types of bisexual inflorescences very similar to those we observed have also been described (Lovett Doust and Cavers, 1982). Moreover, the male flowers of BF plants did not release pollen as mentioned by Treiber (1980) and Bierzzychudek (1981a). It is important to note that BM type always releases pollen, but its viability has not been tested. However, Treiber (1980) found that bisexual plants with a great number of male flowers released viable pollen (i.e. highly stained). It seems that a third type of bisexual plant exists in which the number of male and female flowers are equal. This type of inflorescence represents 1% of the population according to Bierzzychudek's findings (1981a) or as high as 10% in Lovett Doust and Cavers's study (1982). We did not separate the bisexual plants into three groups, but

our type BM showed variability in the number of flowers and may have included this third type.

### 3.6.2. Insect visitation pattern and pollen loads

There are few studies that present data about insect visitors collected in natural populations of *Arisaema triphyllum* (Treiber, 1980; Rust, 1980; Feller et al., 2001).

The inflorescence of *Arisaema triphyllum* does not possess a floral chamber that captures insects, and they can exit from the top of spathe-tube in both sexes (male, female and bisexual). Some insects could have entered the spathe and succeeded in escaping prior to our observations, but frequent samplings limited such bias/error. It is difficult to compare our results with the literature, because to our knowledge no study has identified the fungus gnats collected in spathes of *Arisaema triphyllum* populations at the genera level. All insect visitors collected in spathes of both sexes carried only *Arisaema triphyllum* pollen (Figure 3.2.A). According to our results, the dipteran family, Mycetophilidae, was the most efficient pollinator of the two populations studied. These results support observations by Treiber (1980). The best pollinating candidate is the genus *Docosia* (Mycetophilidae), the most frequently represented in both gender inflorescences of both populations of *Arisaema triphyllum* in all years, carrying an average of 61 pollen grains per individual.

It is interesting to note that the second most common dipteran family varied according to study site. In Angell Woods, the Cecidomyiidae represented by *Parallelodiplosis* sp., were the most abundant family and yet were classified as a poor pollen carrier. In contrast, at the Morgan Arboretum, the Sciaridae were the second most abundant family, but had a low pollen load, and this family was rare in Angell Woods.

These families were not considered major pollinators because their pollen loads were low and they seemed to be specific to one location. Entomofauna differences in the two maple groves could be explained by differences in vegetation composition at the Morgan Arboretum where the herbaceous and shrubby layers are less diversified (Appendix III).

Insect visitors to these two populations of *Arisaema triphyllum* were diversified and varied but the Mycetophilidae were the major insect pollinators, especially the genus *Docosia*. According to Goldblatt et al. (2004), pollination by fungus gnats could be an adaptation for moist, cool, shaded habitats where the flowering period occurs during late winter and spring. Moreover, a daytime activity pattern seems characteristic of pollinator fungus gnats (Okuyama et al., 2004). Our results support this affirmation because the visitation pattern and the number of insect visitors in both inflorescence genders were more significant during the morning or around noon rather than at the end of the day. Moreover, it seems that the sex-ratio of a population does not influence the insect visitation pattern because no difference was observed between the two populations in 2006.

Despite the fact that Vogel and Martens (2000) studied the insect visitors of *Arisaema* species in Nepal, there are some similarities with our results. It appears that fungus gnats related to the *Arisaema* species in Nepal are similar to those in North America, because we identified mostly the same genera, namely *Exechia*, *Mycetophila*, *Brevicornu*, *Phronia* and *Rymosia* (Mycetophilidae), and *Bradysia* and *Scatopsciara* (Sciaridae). The only difference about pollinators between the Nepal *Arisaema* species and *Arisaema triphyllum* resides in the fact that Mycetophilidae are the most abundant visitors in North America while this role belongs to the Sciaridae in Nepal and Japan (Vogel and

Martens, 2000). However, Sasakawa (1994) affirms that the frequencies of Mycetophilidae and Sciaridae in *Arisaema serratum* vary among localities.

The thrips *Heterothrips arisaema*, was relatively abundant in Angell Woods but rare at the Morgan Arboretum. Moreover, they carried few pollen grains. It seems clear that *Heterothrips arisaema* did not act as an efficient insect pollinator in the two populations of *Arisaema triphyllum* studied. This contradicts the findings of Rust (1980) and Feller et al. (2001), who found this thrips species to be the most abundant visitor of *Arisaema triphyllum*. The two populations of this study are located at a northern latitude (Canada, Québec, Montréal Island; 45°26'69" N). The study sites of Rust (1980) (US, Delaware, Univ. campus; 39°39'56" N) and Feller et al. (2001) (US, Maryland, (SERC) Edgewater; 38°59' N) have a more southern distribution. The development of thrips could be influenced by climatic conditions. For example, a heavy rain can wash thrips off a plant to the ground and cause their death (Kirk, 1997) and high temperature can accelerate the development of thrips (Mound, 1997). It is possible that cold conditions slow down thrips development during spring. Cold spring temperatures in northern latitudes could decrease the size of thrips populations or slow down their life cycle, explaining the lower number of *Heterothrips arisaema* sampled in the two Canadian populations. Rust (1980) found Mycetophilidae to be the second most abundant insect visitors while Feller et al. (2001) also collected fungus gnats that carried pollen of *A. triphyllum*. It seems that thrips adults are mostly abundant in male inflorescences and appear to feed on pollen (Feller et al., 2001), and our observations in Angell Woods support these data. Treiber (1980) studied southern populations of *Arisaema triphyllum* (US, North Carolina, Piedmont, Lee; 35°54'40" N) and found fungus gnats (Mycetophylidae) and thrips in spathes of both sexes,



but according to his observations, thrips are too small and have too limited mobility to be an efficient pollinator of *Arisaema triphyllum*.

### 3.6.3. Floral characters

The release of pollen among the two types of bisexual inflorescences and the difference between female and BM inflorescences in terms of the number of ovules per flower could be explained by the fact that bisexual inflorescences represent a transition between male and female inflorescences with an increase in female flowers across time (Huttleston, 1953; Bierzychudek, 1982a) and that type BM is closer to male than to female inflorescences. However, there is no significant difference among male flowers in terms of the number of stamens per flower. It would be interesting to test the viability of pollen, because although the number of stamens may not be different, pollen viability could vary among male and bisexual plants.

### 3.6.4. Reproductive success

In the two populations, BM plants were unable to produce fruit or their female flowers were not viable. According to our results, bisexual plants seem to show two types of reproduction, i.e., “female reproduction” in BF plants that produce fruit and never release pollen and a “male reproduction” in BM plants where pollen is viable and no seeds are produced. It would be interesting to study the fertility of female and male flowers related to the different types of bisexual inflorescences to assess potential plant size limit between “male and female reproduction”. In fact, *Arisaema triphyllum* is a true dioecious plant as each plant only reproduces through the male or the female function.

It is important to note that, contrary to previous studies, we have considered the status of bisexual plants, particularly the BF type. The overall fructification rate varied greatly among years in Angell Woods (12% to 40%). Such annual variations in fructification rates (20.9 to 63.8%) have also been found in *Arisaema serratum* (Nishizawa et al., 2005). However, no difference in the fructification rate of female plants among years has been noted. The overall fructification rate in the two populations studied was smaller (Rust, 1980) or comparable (Bierzychudek, 1981a, 1982a; Nishizawa et al., 2005) to other studies. These low fructification rates could be explained by the fact that 70 to 80% of both female and bisexual inflorescences were not visited during observations periods in the studied populations.

Despite the fact that most inflorescences were not visited during their entire flowering cycle and that the number of female plants was higher than BF plants, there was no difference in fructification rate between female and BF plants in both populations and among years. Also, there was no difference in visitation rate by insects among female and bisexual inflorescences. Moreover, to be visited by insects did not guarantee seed production, because 90% of bisexual and 84% of female plants in *Arisaema triphyllum* and 70% of female plants in *Arisaema serratum* (Nishizawa et al., 2005) visited by insects did not produce fruit.

According to our results, the proportion of male plants did not influence the success of pollination in *Arisaema triphyllum*. The population in Angell Woods had proportionally twice as many female plants and a quarter less male plants than the Morgan Arboretum population, but no differences in fructification rate were found between these two

populations. These data support Bierzychudek (1982a), who affirmed that density and proximity of male plants did not affect fecundity of female plants. However, in *Arisaema serratum*, the dispersion of pollen by fungus gnats seemed random and the major factor for male success appeared to be the density of male plants and not the distance from female plants (Nishizawa et al., 2005).

The number of berries and seeds per infructescence varied between female plants among years but not for bisexual plants. These results differ from those of Cook (2004), who found that seed production in female plants of *Arisaema triphyllum* did not vary among years or populations. The fluctuations of environmental conditions could modify the fecundity level differently depending on the population and year (Kinoshita, 1986, 1987; Nishizawa et al., 2005). The means for berry production in female plants of *Arisaema triphyllum* were lower than those of female plants of *Arisaema serratum* (Nishizawa et al., 2005). It seems that fructification rate and fruit production are higher in female plants in *Arisaema serratum* than *Arisaema triphyllum* even if they share similar pollinators (fungus gnats).

Rust (1980) affirmed that mean seed production is related to distance from a pollen donor in *Arisaema triphyllum*. When a male inflorescence is up to 0.5 m away from a female plant, the mean number of seeds was 33.5 and dropped to 7.8 seeds when the male more than 1.5 m away. Unfortunately, we did not consider the distance of pollen donors in this study and the high variation in seed production could be due to differences in male plant proximity.

Contrary to Bierzychudek (1981a, 1982a) and Cook (2004), we did not obtain a significant difference between naturally and hand-pollinated inflorescences in terms of

fructification rate and production of berries and seeds. The only difference occurred in female plants at the Morgan Arboretum, which showed a higher fructification rate. Bierzychudek (1981a, b) observed that hand-pollination increases the fructification rate and the production of berries and seeds because female plants pollinated naturally produced a maximum of 10.3 seeds and a yearly mean of 5.2 seeds (Bierzychudek, 1984a). Cook (2004), observed that naturally pollinated female plants produced a mean of 24 seeds while hand-pollinated inflorescences had a mean of 42.5 seeds. We observed a higher mean of berries and seeds per infructescence pollinated naturally in both years. Also, 2006 appears to have been the best year for natural fruit production and we tested differences in seed production between naturally and pollinated plants during this year. This higher mean of berries and seeds in naturally pollinated inflorescences in two populations could hide the effect of hand-pollination and may explain our results. Moreover, there is a variation of fruit production among naturally and hand-pollinated female inflorescences in *Arisaema serratum* (Nishizawa et al., 2005). Further studies are needed to study populations of *Arisaema triphyllum* during several years to better understand this variation of fruit production.

### 3.7. Conclusion

This study confirms that major insect pollinators in natural populations of *A. triphyllum* at Montreal Island are fungus gnats, like others Nepal *Arisaema* species. Also, there were a certain number of insect visitors that could carry pollen grains more or less effectively and could be considered co-pollinators. The natural fructification rate of bisexual female plants that having more female flowers than male flowers is similar to female plants. But, the number of berries and seeds per infructescence not varied among years for bisexual female plants contrary to female plants. Thus, its appears that *Arisaema triphyllum* has a low visitation rate by insect, and that insects rarely carry viable pollen to it or do not stay long enough in an inflorescence to achieve pollination, i.e. to be in contact with the stigmata. The fructification rate and production of berries and seeds between naturally and hand-pollinated female inflorescence are not different.

### **3.8. Acknowledgments**

The authors would like to thank Mrs. Karen Grislis for her valuable comments on the manuscript. We are grateful to Mrs. Louise Pelletier for scanning electron microscopy and to Mrs. Anne Keough for helping during fieldwork in 2006. This research was supported by an individual operating grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and a grant from Les Amis du Jardin botanique de Montréal to Denis Barabé.

## **Chapitre 4: Conclusion**

---

## 4.1. Cycle floral

L'étude du cycle floral des inflorescences mâles et femelles en conditions naturelles démontre que la durée du cycle floral d'*Arisaema triphyllum* est d'environ 20 jours indépendamment du sexe de l'inflorescence. Ce long cycle se distingue de celui des genres de zone tempérée de la sous-famille des *Aroideae* tels *Arum*, *Dracunculus*, *Helicodiceros* et *Peltandra*. En effet, ces espèces possèdent des inflorescences monoïques et leur cycle floral varie de deux à cinq jours (Patt et al., 1995; Seymour et Schultze-Motel, 1999; Albre et al. 2003; Seymour et al., 2003). Cependant, deux genres méditerranéens d'*Aroideae*, *Arisarum* et *Ambrosina*, possèdent une durée de floraison semblable à celle d'*Arisaema triphyllum* (Killian, 1929; Koach et Galil, 1986; Herrera, 1988; Barabé et al. 2004).

Les sous-familles plus primitives telles les *Orontioideae* (*Lysichiton*, *Symplocarpus*) et *Pothoideae* (*Anthurium*) sont reconnues pour leur long cycle floral contrairement aux *Aroideae* où cette situation fait exception. De plus, les genres avec des fleurs bisexuées possèdent un cycle floral plus long que ceux avec des fleurs unisexuées. C'est le cas des genres *Anthurium* (Croat, 1980) et *Symplocarpus* (Knutson, 1974) dont le cycle floral est d'au moins deux semaines ainsi que *Lysichiton* dont les inflorescences ont une durée de floraison de 10 à 14 jours (Pellmyr et Patt, 1986).

La longue période de floraison des genres *Arisaema*, *Arisarum* et *Ambrosina* peut avoir évolué secondairement à travers les clades démontrant un cycle floral court. L'allongement du cycle floral pourrait être une adaptation pour un taxon fleurissant dans des conditions climatiques « inappropriées », c'est-à-dire très variables d'une journée à l'autre, afin de maximiser l'efficacité de la pollinisation lors de la colonisation de nouveaux habitats en haute latitude et/ou altitude (*Arisaema*) ou lors de la floraison hivernale (*Arisarum*, *Ambrosina*).



*Arisarum vulgare* et *A. simorrhinum* fleurissent de octobre ou de décembre à mars et l'anthèse est d'une durée de trois à quatre semaines et de 20 à 40 jours respectivement (Koach et Galil, 1986; Herrera, 1988). *Ambrosina bassii* qui fleurit d'octobre à janvier possède aussi une longue anthèse, soit de quatre à cinq semaines (Killian, 1929). La longue période de floraison chez *Arisaema* semble donc être une convergence avec celle de *Symplocarpus* qui se trouve aussi dans l'est de l'Amérique du Nord ainsi que dans l'est de l'Asie (Mayo et al., 1997). Selon ce patron de cycle floral, il pourrait s'avérer que les espèces d'*Arisaema* tropicales démontrent un cycle floral plus court que celui des espèces tempérées. Dans les faits, la durée du cycle floral des *Arisaema* tropicales telles *A. leschenaultii*, *A. ciliatum* et *A. tortuosum* varie de 7 à 14 jours (Barnes, 1935; Vogel et Martens, 2000). Au contraire, les espèces tempérées telles *Arisaema speciosum*, *A. consanguineum*, *A. erubescens* et *A. amurense* semblent avoir un cycle floral plus long, variant entre 19 et 30 jours (Vogel et Martens, 2000), et comparable à celui d'*A. triphyllum*.

La durée du cycle floral varie selon les populations d'*Arisaema triphyllum* étudiées. D'après les résultats obtenus, les inflorescences mâles et femelles de la population étudiée possèdent la même durée de floraison, soit 20 jours. Ces résultats diffèrent de ceux obtenus dans plusieurs études (Rust, 1980; Treiber, 1980; Bierzychudek, 1981a) qui affirment plutôt que le cycle floral des inflorescences mâles est plus court que celui des femelles. Le cycle floral pourrait être influencé par la localisation de la population étudiée, plus précisément par la latitude et les conditions climatiques. L'influence du gradient de latitude a déjà été démontrée pour la taille des plants, le nombre de fleurs mâles ainsi que le développement des fleurs femelles chez une autre espèce d'*Arisaema* américaine, *Arisaema dracontium* (Dieringer et Cabrera R, 2000). Il est donc probable que ce gradient de latitude s'applique aussi chez *Arisaema triphyllum*. De plus, la latitude semble aussi influencer

*Lysichiton americanum*, une autre espèce d'Aracées nord américaine, où la durée de floraison est plus longue dans une population d'Alaska que de Seattle (Pellmyr & Patt, 1986; Willson & Hennon, 1997). D'autres études seront nécessaires afin de mieux comprendre l'effet des conditions environnementales locales sur les cycles floraux et reproductifs chez les espèces d'*Arisaema*.

## 4.2. Cycle thermogénique

*Arisaema triphyllum* possède un cycle thermogénique qui diffère de celui des autres *Aroideae* étudiés jusqu'à maintenant. Le cycle thermogénique d'*A. triphyllum* se produit durant une période de 12 à 14 jours (seulement 8 à 10 jours en plaçant le début du cycle à l'ouverture de la spathe) et est caractérisé par une faible augmentation de la température de l'appendice pendant le jour. Malgré cette faible production de chaleur au niveau de l'appendice, le cycle thermogénique est lié au cycle floral comme chez les autres *Aroideae*. Tout d'abord, l'ouverture des spathes mâles et femelles est précédée d'une augmentation de température qui pourrait être couplée avec l'emmagasiner d'énergie solaire comme observé chez *Arum* (Albre et al., 2003). Le cycle thermogénique chez les inflorescences mâles et femelles semble se terminer lors de la libération complète du pollen des inflorescences mâles. Suite à cet événement floral, aucune augmentation de température n'a été enregistrée au sein des appendices mâles et femelles.

Le patron thermogénique varie selon l'expression sexuelle des inflorescences chez *Arisaema triphyllum*. Chez les inflorescences mâles, les moments les plus importants de production de chaleur par l'appendice ont lieu lors de l'ouverture de la spathe et lors du début de la libération du pollen. Quant aux inflorescences femelles, les écarts les plus importants de températures ont lieu quelques jours après l'ouverture de la spathe et

correspondent à l'émission d'une odeur. Cette variation du patron thermogénique entre les inflorescences mâles et femelles pourrait être une adaptation afin d'augmenter le succès reproducteur en attirant, selon le sexe de l'inflorescence, les insectes pollinisateurs à différents moments du cycle floral mâle et femelle.

*Arisaema triphyllum* se distingue des autres espèces des genres de la sous-famille des *Aroideae* par son long cycle thermogénique qui se rapproche davantage de *Symplocarpus foetidus*, une espèce d'Aracées nord américaine avec des fleurs bisexuées, dont le spadice produit de la chaleur durant environ 14 jours (Knutson, 1974). Cependant, *S. foetidus* est capable de thermoréguler la température de son spadice et produit des écarts de températures beaucoup plus importants qu'*Arisaema triphyllum* malgré une taille d'inflorescence similaire. Jusqu'à maintenant, très peu d'études ont été réalisées sur le cycle thermogénique des espèces nord américaines d'Aracées. *Symplocarpus foetidus* semble être la seule autre espèce d'Aracées nord américaine qui démontre un cycle thermogénique. L'inflorescence de *Peltandra virginica* ne produit pas d'augmentation de température significative (Thompson, 1995) et aucune donnée n'est disponible à propos du cycle thermogénique de *Lysichiton americanum*.

La faible production de chaleur d'*A. triphyllum* pourrait s'expliquer par le fait que les tissus de l'appendice possèdent peu de couches de cellules glandulaires et d'amidon. Cela correspondrait à une quantité insuffisante de ressources énergétiques pour la thermogénèse (Vogel et Martens, 2000). Toutefois, les tissus du spadice de *Symplocarpus foetidus* démontrent aussi un faible emmagasinement d'amidon, mais il importe plutôt l'énergie nécessaire à la production de chaleur de ses racines (Knutson, 1974).

Les deux sections précédentes répondent aux deux premiers objectifs posés soit l'étude des cycles floraux et thermogéniques des inflorescences mâles et femelles d'*Arisaema triphyllum* ainsi que la comparaison de ces cycles avec les autres Aracées nord américaines et les autres espèces d'*Aroideae* tempérées.

### 4.3. Description des populations

Dans les deux populations d'*Arisaema triphyllum* étudiées, la proportion de plants mâles est plus importante que celle de plants femelles (Table 4-I). Ces observations confirment les études précédentes (Bierzychudek 1981a, Richardson et Clay 2001, Policansky, 1981). Toutefois, des populations où les plants femelles sont en plus grand nombre ont été aussi décrites (Lovett Doust et Cavers, 1982).

Il existe une différence significative entre les deux sites quant à la fréquence des sexes. Le nombre d'inflorescences femelles est plus grand au boisé Angell mais la fréquence des inflorescences bisexuées est la même entre les deux populations. Chez *Arisaema triphyllum*, qui présente le patron de type III de changement de sexe (Richardson et Clay 2001), la fréquence à travers les populations et les années varie pour les inflorescences femelles mais demeure stable pour les inflorescences bisexuées. Les deux populations étudiées possèdent environ 13% d'inflorescences bisexuées ce qui est semblable à celles des populations étudiées par Lovett Doust et Cavers (1982). Cependant Rust (1980) et Ewing et Klein (1982) ont observé très peu (2%) de plants bisexués. De plus, deux types d'inflorescences bisexuées très semblables à ceux observés ont aussi été décrites (Lovett Doust et Cavers, 1982). Les fleurs mâles du type femelle bisexuée (FB), présentant plus de fleurs femelles que mâles, n'ont jamais libéré de pollen comme mentionné par Treiber (1980) et Bierzychudek (1981a). Il est important de noter que le type

MB libère toujours du pollen mais sa viabilité n'a pas été vérifiée dans cette étude. Toutefois, Treiber (1980), affirme que les plants bisexués avec un grand nombre de fleurs mâles libèrent du pollen viable, c'est-à-dire ayant un taux de germination élevé. Il semble exister un troisième type d'inflorescences bisexuées où le nombre de fleurs mâles et femelles est égal. Ce type d'inflorescence représente 1% de la population selon Bierzychudek (1981a), contrairement à 10% selon Lovett Doust et Cavers (1982). Dans le cas présent, les plants bisexués n'ont pas été divisés en trois groupes, mais les inflorescences classées dans le type MB démontrent un nombre variable de fleurs et peut inclure ce troisième type.

#### **4.4. Patron de visite et charges polliniques des insectes**

Il existe peu d'études qui présentent les insectes visiteurs récoltés dans les populations naturelles d'*Arisaema triphyllum* (Treiber, 1980; Rust, 1980 et Feller et al., 2001). Les inflorescences d'*A. triphyllum* ne possèdent pas de chambre florale pour capturer les insectes et ces derniers peuvent s'échapper par le haut de la spathe. Un certain nombre d'insectes ont donc pu entrer dans la spathe et en ressortir avant leur récolte, mais notre échantillonnage fréquent a probablement limité ces pertes. Il est difficile de comparer nos résultats avec la littérature, car aucune étude à notre connaissance n'a présenté et identifié au niveau générique tous les Fungivoridae récoltés dans les spathes d'*Arisaema triphyllum*.

Tous les insectes visiteurs récoltés dans les spathes de l'ensemble des sexes (mâle, femelle et bisexuée) transportaient exclusivement du pollen d'*Arisaema triphyllum*. Selon nos résultats, les Diptères de la famille des Mycetophilidae, sont les pollinisateurs les plus efficaces pour les deux populations étudiées. Ces résultats supportent les observations de

Treiber (1980). Tout d'abord, la famille des Mycetophilidae est la famille la plus diversifiée avec respectivement sept et trois genres au boisé Angell et à l'Arboretum Morgan. Deuxièmement, un Mycetophilidae transporte en moyenne 63 grains de pollen. De plus, les trois genres les plus abondants à travers les années et les populations (*Docosia*, *Mycetophila* et *Brevicornu*) sont classés respectivement comme bon, moyen et bon transporteur de pollen d'*Arisaema triphyllum*. Plus précisément, le meilleur candidat pour être le pollinisateur est le genre *Docosia* (Mycetophilidae), qui est le plus abondant dans les deux populations d'*Arisaema triphyllum* et dont les individus transportent en moyenne 61 grains de pollen.

Il est intéressant de noter que la seconde famille de Diptères en importance varie selon le site d'étude. Au boisé Angell, la famille des Cecidomyiidae, représentée par le genre *Parallelodiplosis* sp. est la famille la plus abondante mais les insectes sont de mauvais transporteurs de pollen. À l'Arboretum Morgan, ce sont plutôt les Sciaridae (16 insectes) qui sont la deuxième famille en importance, ces insectes possèdent toutefois une faible charge pollinique et sont rares (6 individus) au boisé Angell. Ces deux familles ne sont pas considérées comme les principaux pollinisateurs étant donné leur faible charge pollinique et elles semblent spécifiques à un site seulement. Les différences d'entomofaune entre les deux érablières étudiées pourraient s'expliquer par la composition de la végétation qui diffère à l'Arboretum Morgan car les strates herbacées et arbustives sont moins diversifiées.

Les insectes visiteurs sont diversifiés et varient selon la population d'*Arisaema triphyllum* étudiées, mais les Mycetophilidae (Treiber, 1980; Bierzychudek, 1982a, b et Lovett Doust et al., 1986), en particulier le genre *Docosia*, sont les principaux insectes

pollinisateurs. De plus, selon les charges polliniques, certains insectes visiteurs pourraient transporter plus ou moins efficacement des grains de pollen et pourraient être considérés comme co-pollinisateurs. Selon Goldblatt et al. (2004), la pollinisation par les Fungivoridae pourrait être une adaptation pour les habitats humides, froids et ombragés où la période de floraison se produit à la fin de l'hiver et au printemps. De plus, le patron d'activité diurne des Fungivoridae semble être une caractéristique de ces insectes pollinisateurs (Okuyama et al., 2004). Nos résultats supportent cette affirmation puisque le patron de visite et le nombre d'insectes visiteurs dans l'ensemble des inflorescences (mâle, femelle et bisexuée) sont plus importants avant l'après-midi qu'en fin de journée. Par ailleurs, le sexe ratio des populations d'*A. triphyllum* n'influence pas le patron de visite des insectes car il n'y a pas de différence entre les deux sites en 2006.

Bien que Vogel et Martens (2000) aient étudié les insectes visiteurs des espèces d'*Arisaema* népalaises, nous obtenons plusieurs résultats similaires. Il en ressort que les Fungivoridae liés aux espèces d'*Arisaema* népalaises sont semblables à ceux d'Amérique du Nord puisque nous avons identifié plusieurs genres similaires. C'est le cas pour les genres *Exechia*, *Mycetophila*, *Brevicornu*, *Phronia* et *Rymosia* (Mycetophilidae), et *Bradysia* et *Scatopsciara* (Sciaridae). Seulement les genres *Docosia* et *Exechiopsis* (Mycetophilidae) n'ont pas été inventoriés par Vogel et Martens (2000). La seule différence entre les espèces d'*Arisaema* népalaises et d'*Arisaema triphyllum* est que les Mycetophilidae sont les insectes visiteurs les plus abondants en Amérique du Nord tandis que ce sont les Sciaridae au Népal et au Japon (Vogel et Martens, 2000). Toutefois, Sasakawa (1994) affirme que la fréquence des Mycetophilidae et des Sciaridae chez *Arisaema serratum* varie selon la localisation des populations étudiées.

Le Thysanoptère, *Heterothrips arisaema* est relativement abondant au boisé Angell (10 individus) mais rare à l'Arboretum Morgan (1 individu). De plus, sa charge pollinique est faible avec seulement 9 grains de pollen en moyenne par insecte. Selon nos résultats, il est clair que *Heterothrips arisaema* ne peut agir comme un pollinisateur efficace dans les deux populations d'*Arisaema triphyllum* étudiées. Ces résultats sont contradictoires avec ceux de Rust (1980) et Feller et al. (2001) qui affirment que cette espèce de Thysanoptères est l'insecte pollinisateur d'*A. triphyllum*.

Les deux populations de cette étude sont localisées au nord (Canada, Québec, Île de Montréal; 45°26'69" N) par rapport aux sites d'étude de Rust (1980) (US, Delaware, Univ. campus; 39°39'56"N) et de Feller et al. (2001) (US, Maryland, (SERC) Edgewater; 38°59' N) qui se trouvent plus au sud. Le développement des Thysanoptères pourrait être influencé par les conditions climatiques. Par exemple, de fortes pluies peuvent balayer les Thysanoptères des plantes et les entraîner au sol causant ainsi des mortalités (Kirk, 1997), tandis que des températures élevées accélèrent leur développement (Mound, 1997). Il est donc possible que les températures froides ralentissent le développement des Thysanoptères au printemps. Ainsi, les températures froides durant le printemps, aux latitudes plus nordiques, pourraient diminuer les populations de Thysanoptères ou ralentir leur cycle vital ce qui expliquerait le faible nombre d'*Heterothrips arisaema* récoltés dans les deux populations canadiennes étudiées. Il est important de remarquer que Rust (1980) a trouvé que les Mycetophilidae sont le second groupe d'insectes visiteurs en importance et que Feller et al. (2001) ont aussi récoltés des Fungivoridae qui transportaient du pollen d'*A. triphyllum*. Les Thysanoptères adultes sont plus abondants dans les inflorescences d'*A. triphyllum* mâles (Feller et al., 2001) et nos observations au boisé Angell supportent ces



données. Treiber (1980) a étudié des populations d'*Arisaema triphyllum* plus au sud (US, North Carolina, Piedmont, Lee; 35°54'40"N) que les nôtres et a récolté des Mycetophilidae et des Thysanoptères dans l'ensemble des sexes des spathes, mais a conclu que les Thysanoptères étaient trop petits et n'avaient pas suffisamment de mobilité pour être considérés comme des pollinisateurs efficaces.

Cette section a permis de répondre aux troisième et quatrième objectifs de ce projet qui étaient d'étudier l'écologie de la pollinisation de deux populations naturelles d'*A. triphyllum* situées sur l'Île de Montréal (Québec) et de déterminer la diversité entomologique et l'efficacité des insectes visiteurs de ces deux populations.

#### **4.5. Caractères floraux**

Selon nos observations concernant la libération du pollen à travers les deux types d'inflorescences bisexuées, les plants bisexués pourrait représenter une transition entre les plants mâles et femelles où le nombre de fleurs femelles augmente avec le temps. La différence trouvée entre les inflorescences femelles et les inflorescences de type MB pour ce qui est du nombre d'ovules par fleur pourrait donc s'expliquer par le fait que les inflorescences bisexuées sont un type d'inflorescence transitoire entre les inflorescences mâles et femelles (Huttleston, 1953; Bierzychudek, 1982a) et que le type MB ressemble davantage aux inflorescences mâles que femelles. Cependant, quant aux fleurs mâles, nous n'avons pas trouvé de différence significative dans le nombre d'étamines par fleur. Il serait intéressant de vérifier la viabilité du pollen des fleurs mâles, car même si le nombre d'étamines n'est pas différent, la viabilité pourrait varier entre les inflorescences mâles et les types d'inflorescences bisexuées.

#### 4.6. Succès reproducteur

Dans les deux populations étudiées, les plants MB n'ont pas produit de fruits ou leurs fleurs femelles ne sont pas viables. Selon les résultats obtenus pour les caractères floraux, les plants bisexués démontrent deux types de reproduction, c'est-à-dire la « reproduction femelle » où les plants FB produisent des fruits et ne libèrent jamais de pollen et la « reproduction mâle » où les plants MB libèrent du pollen viable, mais aucune baie et graine ne sont produites. Il serait intéressant d'étudier la fertilité des fleurs mâles et femelles selon le type d'inflorescences bisexuées pour déterminer la taille limite entre la « reproduction mâle et femelle ». Dans les faits, *Arisaema triphyllum* est une vraie plante dioïque où chaque plant se reproduit seulement à travers la fonction mâle ou femelle.

Il est important de noter que les autres études portant sur le succès reproducteur ne considèrent pas les plants bisexués contrairement à celle-ci, où les plants de type FB ont été pris en compte. Le taux de fructification global (plants femelles + FB) fluctue entre les années au boisé Angell de 12 à 40%. Cependant, il n'y a pas de différence significative entre les taux annuels de fructification chez les plants femelles d'*A. triphyllum*. Les taux annuels de fructification des plants femelles varient de façon importante (20.9 à 63.8%) chez *Arisaema serratum* (Nishizawa et al., 2005). Le taux de fructification global pour les deux populations étudiées est plus faible que celui observé par Rust (1980) ou comparable aux autres études (Bierzzychudek, 1981a, 1982a; Nishizawa et al., 2005). Ce faible taux de fructification pourrait s'expliquer par le fait que dans les deux populations, 70% à 80% des inflorescences femelles et bisexuées n'ont jamais été visitées, du moins durant les périodes d'observations, par des insectes durant leur cycle floral.

Malgré le fait que la plupart des inflorescences ne soient pas visitées durant leur cycle floral et que le nombre de plants femelles soit plus élevé que celui des FB, il n'y a pas

de différence entre les taux de fructification selon les sexes pour les deux populations et à travers les années au boisé Angell. De plus, il n'y a pas de différence entre les plants femelles et FB. Être visités par des insectes ne garantit pas la production de baies et de graines car 90% des plants FB et 84% des plants femelles chez *Arisaema triphyllum* et 70% des plants femelles chez *Arisaema serratum* visités par les insectes ne produisent pas de fruits (Nishizawa et al., 2005). Il semble que chez *A. triphyllum*, avec un plus du faible taux de visite, les insectes transportent rarement du pollen viable ou ne demeurent pas suffisamment longtemps dans l'inflorescence pour réaliser la pollinisation, c'est-à-dire entrer en contact avec les stigmates réceptifs.

Selon les résultats obtenus, la proportion de plants mâles n'influence pas le succès de pollinisation chez *A. triphyllum*. En effet, la population du boisé Angell possède proportionnellement deux fois plus de plants femelles et un quart moins de plants mâles que la population de l'Arboretum Morgan, mais il n'y a aucune différence entre ces deux populations pour les taux de fructification. Ces données confirment celles de Bierzychudek (1982a) qui affirme que la densité et la proximité des plants mâles n'affecte pas la fécondité des plants femelles. Toutefois, chez *A. serratum*, la dispersion du pollen par les Fungivoridae (Sciaridae + Mycetophilidae) semble aléatoire et le principal facteur pour le succès reproductif des plants mâles est la densité des plants mâles et non la distance des plants femelles (Nishizawa et al., 2005).

Le nombre de baies et de graines par inflorescence fluctue entre les plants femelles à travers les années, mais non chez les plants FB. Ces résultats diffèrent de ceux de Cook (2004), qui a trouvé que la production de graines chez les plants femelles d'*A. triphyllum* ne varie pas selon les années ou les populations. Cependant, les fluctuations des conditions environnementales pourraient modifier différemment le taux de fécondité des populations à

travers les années (Kinoshita, 1986, 1987; Nishizawa et al., 2005). La moyenne des baies par infrutescence femelle d'*A. triphyllum* est plus faible que pour les infrutescences femelles de *A. serratum* (Nishizawa et al., 2005). Il semble que le taux de fructification et la production de fruit sont plus élevés chez les infrutescences femelles d'*Arisaema serratum* que chez *Arisaema triphyllum* même si ces deux espèces partagent des insectes pollinisateurs semblables (Fungivoridae). Par ailleurs, Rust (1980) affirme que la moyenne des graines par infrutescence est liée à la distance du donneur de pollen chez *A. triphyllum*. Lorsqu'une inflorescence mâle est distante de moins de 0.5 m d'une inflorescence femelle, la moyenne des graines était de 33.5 mais diminuait à 7.8 graines par infrutescence avec une distance de plus de 1.5 m entre l'inflorescence mâle et femelle. Dans notre étude, la distance du donneur de pollen n'a pas été considérée et pourrait expliquer les fortes variations d'écart-type dans les moyennes des graines par infrutescence.

Contrairement à Bierzychudek (1981a, 1982a) et Cook (2004), nous n'avons pas obtenu de différence significative pour les taux de fructification et la production de baies et de graines entre les inflorescences pollinisées naturellement et artificiellement. La seule différence trouvée est chez les plants femelles pollinisées artificiellement à l'Arboretum Morgan qui démontrent un taux de fructification plus élevé que les plants femelles pollinisées naturellement. Bierzychudek (1981a, b) a observé que la pollinisation artificielle augmentait le taux de fructification ainsi que la production de baies et de graines par infrutescence, mais les plants femelles pollinisés naturellement produisaient peu de graines, soient un maximum de 10.3 graines par infrutescence (Bierzychudek, 1984a). Quant à Cook (2004), elle a trouvé que les inflorescences femelles pollinisées naturellement produisaient une moyenne de 24 graines par infrutescence comparativement à 42.5 graines

chez les infrutescences pollinisées artificiellement. Contrairement aux deux études précédentes, nous avons observé une moyenne de baies et de graines par infrutescence pollinisée naturellement beaucoup plus élevée pour l'ensemble des années et des sites. De plus, 2006 semble être la meilleure année pour la production de fruits chez les inflorescences pollinisées naturellement et il s'avère que nous avons vérifié l'effet de la pollinisation artificielle en 2006. Cette moyenne de baies et de graines élevée chez les inflorescences pollinisées naturellement dans les deux populations pourrait masquer l'effet de la pollinisation artificielle et expliquer nos résultats. Il est à noter qu'*Arisaema serratum* démontre une importante variation de la production de baies à travers les années pour les inflorescences pollinisées naturellement et artificiellement (Nishizawa et al., 2005).

La description des populations étudiées et les résultats obtenus dans l'étude des caractères floraux et du succès reproducteur nous ont permis de mieux comprendre les aspects de la reproduction chez *Arisaema triphyllum* et ainsi répondre au dernier objectif fixé dans le cadre de ce projet.

#### 4.7. Conclusion

L'étude du cycle thermogénique d'*Arisaema triphyllum* présente pour la première fois les températures enregistrées en conditions naturelles chez une espèce d'*Arisaema*. De plus, l'étude d'un cycle thermogénique s'avère difficile lorsque les écarts de températures enregistrés ne sont pas significatifs et qu'ils peuvent être confondus avec les variations du réchauffement solaire. Conséquemment, il s'avère primordial que les écarts de température du spadice soient comparés avec un organe non thermogénique de la plante, tel le pétiole. Le cycle thermogénique chez les inflorescences mâles et femelles d'*Arisaema triphyllum* est lié à leur cycle floral ainsi qu'aux mécanismes de pollinisation tout comme pour les

autres Aracées étudiées jusqu'à maintenant. L'effet du réchauffement solaire durant la journée, couplé à une faible production de chaleur par l'appendice, pourraient être suffisants pour émettre une odeur attirant les insectes pollinisateurs sans avoir à dépenser une grande quantité d'énergie. Ceci pourrait constituer une adaptation pour la pollinisation sous climat tempéré. Selon nos résultats concernant deux populations d'*Arisaema triphyllum* situées sur l'Île de Montréal, les insectes pollinisateurs sont principalement des Mycetophilidae. Ces insectes sont aussi reconnus comme pollinisateurs pour les autres espèces d'*Arisaema* asiatiques. Les Mycetophilidae seraient attirés par l'odeur qu'émettent les *Arisaema triphyllum* tout comme pour les *Arisaema* asiatiques.

#### 4.8. Perspectives

Les résultats présentés dans ce mémoire mettent en lien le cycle floral, la production de chaleur, le succès reproducteur ainsi que les mécanismes de pollinisation d'*Arisaema triphyllum*. D'autres études seront nécessaires afin de mieux comprendre les relations entre la biologie florale et l'écologie de la pollinisation chez cette Aracées nord-américaine. Afin d'approfondir les résultats obtenus, il serait intéressant d'analyser les composés chimiques de l'odeur émise par *A. triphyllum* afin de les comparer à ceux déjà trouvés chez les *Arisaema* asiatiques. De plus, la rouille, un champignon pathogène d'*A. triphyllum*, pourrait influencer la variabilité du succès reproducteur de cette plante printanière. En effet, l'étude de ce champignon pourrait nous permettre de vérifier l'existence d'un lien entre les insectes pollinisateurs (Fungivoridae), présents dans les milieux riches en champignons, l'odeur émise et le mécanisme de transmission de cette maladie.

## Bibliographie

- Albre J, Quilichini A and Gibernau M. 2003. Pollination ecology of *Arum italicum* (Araceae). Botanical Journal of the Linnean Society. 141: 205-214.
- Angioy AM, Stensmyr MC, Urru I, Puliafito M, Collu I and Hansson BS. 2004. Function of the heater: the dead horse arum revisited. Proceedings of the Royal Society of London, Series B (Suppl.). 271: S13-S15.
- Barabé D et Gibernau M. 2000. Étude comparative de la production de chaleur chez quelques Araceae. Adansonia. 22: 253-263.
- Barabé D, Bruneau A, Forest F and Lacroix C. 2002a. The correlation between development of atypical bisexual flowers and phylogeny in the Aroideae (Araceae). Plant Systematics and Evolution. 232: 1-19.
- Barabé D, Gibernau M and Forest F. 2002b. Zonal thermogenic dynamics of two Philodendron species from two different subgenera (Araceae). Botanical Journal of the Linnean Society. 139: 79-86.
- Barabé D, Lacroix C and Gibernau M. 2004. Aspects of floral morphology in *Ambrosina* and *Arisarum* (Araceae). Canadian Journal of Botany. 82: 282-289.
- Barnes E. 1935. Some observations on the genus *Arisaema* on the Nilghiri hills, South India. Journal of the Bombay Natural History Society. 37: 630-639.
- Bermadinger-Stabentheiner E and Stabentheiner A. 1995. Dynamics of thermogenesis and structure of epidermal tissues in inflorescences of *Arum maculatum*. New Phytologist. 131: 41-50.
- Bernhardt P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. Plant Systematics Evolution. 222: 293-320.
- Bierzzychudek P. 1981a. The demography of Jack-in-the-Pulpit, a forest perennial that changes sex. Ph.D., Cornell University, 145p.

- Bierzychudek P. 1981b. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *The American Naturalist*. 117: 838-840.
- Bierzychudek P. 1982a. The demography of Jack-in-the-Pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*. 52: 335-351.
- Bierzychudek P. 1982b. Jack and Jill in the Pulpit. *Natural History*. 91: 22-27.
- Bierzychudek P. 1984a. Determinants of gender in Jack-in-the-Pulpit : the influence of plant size and reproductive history. *Oecologia*. 65: 14-18.
- Bierzychudek P. 1984b. Assessing "optimal" life histories in a fluctuating environment: the evolution of sex-changing in Jack-in-the-Pulpit. *The American Naturalist*. 123: 829-839.
- Breidenbach RW, Saxton MJ, Hansen LD et Criddle RS. 1997. Heat generation and dissipation in plants: can the alternative oxidative phosphorylation pathway serve a thermoregulatory role in plant tissues other than specialized organs? *Plant Physiology*. 114: 1137-1140.
- Burd M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review*. 60: 83-139.
- Chauveau M et Lance C. 1982. Respiration et thermogénèse chez les Aracées. *Bulletin de la société botanique de France*, 129 Actualités botaniques 2: 123-134.
- Chiasson H. 1986. A Synopsis of the Thysanoptera (Thrips) of Canada. Lyman Entomological Museum and Research Laboratory. Master, McGill University, 153p.
- Chouteau M, Barabe D and Gibernau M. 2006. A comparative study of inflorescence characters and pollen-ovule ratios among the genera *Philodendron* and *Anthurium* (Araceae). *International Journal of Plant Sciences*. 167: 817-829.
- Clay, K. 1993. Size-dependent gender change in green dragon (*Arisaema dracontium*; Araceae). *American Journal of Botany*. 80: 769-777.



- Cook JL. 2004. Disease, pollinator, and resource limitation influences on the reproductive biology and growing season of *Arisaema triphyllum*, Jack-in-the-Pulpit. Master, Michigan University, 72p.
- Crawley M J. 1993. GLIM for Ecologists. Blackwell Science. Oxford. 304p.
- Croat TB. 1980. Flowering behavior of the neotropical genus *Anthurium* (Araceae). American Journal of Botany. 67: 888-904.
- Dafni A and Maués MM. 1998. A rapid and simple procedure to determine stigma receptivity. Sex Plant Reproduction. 11: 177-180.
- Dakwale S and Bhatnagar S. 1982. *Sauromatum guttatum* (Schott.) a fly catcher and sampler aroid. Current Science. 51: 1076-1077.
- Dakwale S and Bhatnagar S. 1985. Insect-trapping behaviour and diel periodicity in *Sauromatum guttatum* Schott (Araceae). Current Science. 54: 699-702.
- Dakwale S and Bhatnagar S. 1997. Midge-trapping behaviour and floral biology of *Theriophonum crenatum* Blume. Rumph. (Araceae). Current Science. 79: 606-608.
- Diaz A and Kite GC. 2002. A comparison of the pollination ecology of *Arum maculatum* and *A. italicum* in England. Watsonia. 24: 171-181.
- Dieringer G and Cabrera R L. 2000. A comparison of size and sexual expression in populations of *Arisaema macrospathum* Benth. and *A. dracontium* (L.) Schott (Araceae). Aroideana. 23: 31-35.
- Dieringer G, Cabrera R L, Lara M, Loya L and Reyes-Castillo P. 1999. Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). International Journal of Plant Sciences. 160: 64-71.
- Elthon TE, Nickels RL and McIntosh L. 1989. Mitochondrial events during development of thermogenesis in *Sauromatum guttatum* (Schott). Planta. 180: 82-89.
- Ewing JW and Klein RM. 1982. Sex expression in Jack-in-the-Pulpit. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 109: 47-50.

- Feller IC, Hiroshi K, Tanner CE et Whigham DF. 2001. Sex- biased herbivory in Jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*) by a specialist thrips (*Heterothrips arisaemae*). Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera : 163-171.
- Galen C and Plowright RC. 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. Canadian Journal of Botany. 65: 107-111.
- Gibernau M. 2003. Pollinators and visitors of Aroid inflorescences. Aroideana. 26: 66-83.
- Gibernau M and Barabé D. 2000. Thermogenesis in three *Philodendron* species (Araceae) of French Guiana. Canadian Journal of Botany. 78: 685-689.
- Gibernau M et Barabé D. 2002. Flowering and pollination of *Philodendron squamiferum* (Araceae). Canadian Journal of Botany. 80: 316-320.
- Gibernau M, Macquart D and Przetak G. 2004. Pollination in the genus *Arum* – a review. Aroideana. 27: 148-166.
- GLIM, 1986, Generalised Linear Interactive Modelling. 3.77. London: Royal Statistical Society.
- Goldblatt P, Bernhardt P, Vogan P and Manning JC. 2004. Pollinisation by fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) and self-recognition sites in *Tolmiea menziesii* Saxifragaceae). Plant Systematics and Evolution. 244: 55-67.
- Gottsberger G. 1989. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. Plant Systematics. 167: 165-187.
- Grayum MH. 1984. Palynology and phylogeny of the Araceae. Ph.D., University of Massachusetts Amherst. Part2. 432-852p.
- Grayum MH. 1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. Annals of the Missouri Botanical Garden. 77: 628-697.
- Grimaldi D and Jaenike J. 1983. The diptera breeding on skunk cabbage, *Symplocarpus foetidus* (Araceae). New York Entomological Society. 91: 83-89.

- Gusman G and Gusman L. 2002. The Genus *Arisaema*: A monograph for botanists and nature lovers. A. R. Gartner Verlag KG. 438 p.
- Herrera J. 1988. Reproduccion sexual y multiplicacion vegetativa en *Arisarum simorrhinum* Durieu (Araceae). Lagascalia. 15: 25-41.
- Huttleston DG. 1953. A taxonomic study of the temperate North American Araceae. Ph.D. Cornell University. 205p.
- Ivancic A, Lebot V, Rouspard O, Quero Garcia J and Okpul T. 2004. Thermogenic flowering of taro (*Colocasia esculenta*, Araceae) Canadian Journal of Botany. 82: 1557-1565.
- Ivancic A, Rouspard O, Quero Garcia J, Lebot V, Pochyla V and Okpul T. 2005. Thermogenic flowering of the giant taro (*Alocasia macrorrhizos*, Araceae). Canadian Journal of Botany 83: 647-655.
- Jaenike J. 1978. Resource predictability and niche breadth in the *Drosophila quinaria* species group. Evolution. 32: 676-678.
- James WO et Beevers H, 1950. The respiration of *Arum* spadix. A rapid respiration, resitant to cyanide. New Phytologist. 49: 353-374.
- Kakehashi M and Kinoshita E. 1990. An application of the sex allocation theory to *Arisaema serratum*. Plant Species Biology. 5: 121-129.
- Killian C. 1929. Développement et biologie de l'*Ambrosinia Bassii* L. 1ère partie. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. 20: 257-278.
- Kinoshita E. 1986. Size-sex relationship and sexual dimorphism in Japanese *Arisaema* (Araceae). Ecological research 1: 157-171.
- Kinoshita E. 1987. Sex change and population dynamics in *Arisaema* (Araceae) I. *Arisaema serratum* (Thunb.) Schott. Plant Species Biology. 2: 15-28.

- Kinoshita E and Harada Y. 1990. Sex change and population dynamics in *Arisaema* (Araceae) II. An examination on the evolutionary stability of sex changing schedule of *A. serratum* (Thunb.) Schott. *Plant Species Biology*. 5: 225-234.
- Kirk WDJ. 1997. Distribution, abundance and population dynamics in Thrips as Crop Pests. UK: Lewis T Institute of Arable Crops Research. p. 217-257.
- Kite CG, Hetterscheid WLA, Lewis MJ, Boyce PC, Ollerton J, Cocklin E, Diaz A and Simmonds MJ. 1998. Inflorescence odours and pollinators of *Arum* and *Amorphophallus* (Araceae). In: S.J. Owens & P.J. Rudall (eds.). *Reproductive Biology*, pp. 295-315. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Knutson RM. 1972. Temperature measurements of the spadix of *Symplocarpus foetidus* (L.) Nutt. *The American Midlet Naturalist*. 88: 251-254.
- Knutson RM. 1974. Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage. *Science*. 186: 746-747.
- Koach J and Galil J. 1986. The breeding system of *Arisarum vulgare* Targ - Tozz. *Israel Journal of Botany*. 35: 79-90.
- Lamprecht I, Schmolz E, Blanco L et Romero CM. 2002. Energy metabolism of the thermogenic tropical water lily, *Victoria cruziana*. *Thermochimica Acta*. 394: 191-204.
- Leach GR, Krab K, Whitehouse DG and Moore AL. 1996. Kinetic analysis of the mitochondrial quinol-oxidizing enzymes during development of thermogenesis in *Arum maculatum* L. *Biochemical Journal*. 317: 313-319.
- Leick E. 1915. Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. *Berichte Deustchen Botanischen Gesellschaft*. 33: 518-535.
- Levine MT et Feller IC. 2004. Effects of forest age and disturbance on population persistence in the understory herb, *Arisaema triphyllum* (Araceae). *Plant Ecology*. 172: 73-82.
- Lovett Doust J and Cavers PB. 1982. Sex and gender dynamics in Jack-in-the-Pulpit, *Arisaema triphyllum* (Araceae). *Ecology*. 63: 797-808.

- Lovett Doust L, Lovett Doust J and Turi K. 1986. Fecundity and size relationships in Jack-in-the-Pulpit, *Arisaema triphyllum* (Araceae). American Journal of Botany. 73: 489-494.
- Maia ACD and Schlindwein C. 2006. *Caladium bicolor* (Araceae) and *Cyclocephala celata* (Coleoptera, Dynastinae): a well-established pollination system in the Northern Atlantic rainforest of Pernambuco, Brazil. Plant Biology. 8: 529-534.
- Mayo SJ, Bogner J et Boyce PC. 1997. The genera of Araceae. Kew: Royal Botanic Gardens. 370p.
- Meeuse BJD and Raskin I. 1988. Sexual reproduction in the arum lily family, with emphasis on thermogenicity. Sexual Plant Reproduction. 1: 3-15.
- Méndez M and Diaz A. 2001. Flowering dynamics in *Arum italicum* (Araceae): relative role of inflorescence traits, flowering synchrony, and pollination context of fruit initiation. American Journal of Botany. 88: 1774-1780.
- Mesler MR, Ackerman JD and Karen LL. 1980. The effectiveness of fungus gnats as pollinators. American Journal of Botany. 67: 564-567.
- Mizuki I, Osawa N and Tsutsumi T. 2005. Thrips (Thysanoptera: Thripidae) on the flowers of a dioecious plant, *Dioscorea japonica* (Dioscoreaceae). Canadian Entomologist; 137, 6; CBCA Reference 712-715.
- Momose K, Nagamitsu T and Tamiji I. 1998. Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa* (Annonaceae) in a lowland Dipterocarp forest in Sarawak. Biotropica. 30: 444-448.
- Moodie GEE. 1976. Heat production and pollination in Araceae. Canadian Journal of Botany. 54: 545-546.
- Moog U, Fiala B, Federle W and Maschwitz. 2002. Thrips pollination of the dioecious ant plant *Macaranga hullettii* (Euphorbiaceae) in southeast Asia. American Journal of Botany. 89: 50-59.

- Mori Y and Okada H. 2001. Reproduction biology and pollen flow of a rheophytic aroid, *Furtadoa sumatrensis* (Araceae) in the Malesian wet tropics. *Plant Systematics and Evolution*. 227: 37-47.
- Mound LA. 1997. Biological diversity in Thrips as Crop Pests. UK: Lewis T Institute of Arable Crops Research. p 197-215.
- Mound LA. 2005. Thysanoptera: Diversity and Interactions. *Annual Review of Entomology*. 50: 247-269.
- Mound LA and Terry I. 2001. Thrips pollination of the central australian cycad *Macrozamia macdonnellii* (Cycadales). *International Journal of Plant Sciences*. 162: 147-154.
- Mueller-Dombois D and Ellenberg D. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons 547p.
- Nishizawa T, Watano Y, Kinoshita E, Kawahara T and Ueda K. 2005. Pollen movement in a natural population of *Arisaema serratum* (Araceae), a plant with a pitfall-trap flower pollination system. *American Journal of Botany*. 92: 1114-1123.
- Norton SA. 1984. Thrips pollination in the lowland forest of New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*. 7: 157-164.
- Okada T and Yafuso M. 1989. The genus *Colocasiomyia* Duda (Diptera, Drosophilidae) from Sulawesi. *Proceedings of the Japan Society of systematic Zoology*. 39: 48-55.
- Okuyama Y, Kato M and Murakami N. 2004. Pollination by fungus gnats in four species of the genus *Mitella* (Saxifragaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 144: 449-460.
- Papp L and Rohacek J. 1987. The sphaeroceridae (Diptera) of Israel. *Israel Journal of Entomology*. 21: 77-109.
- Patt JM, French JC, Schal C, Lech J and Hartman TG. 1995. The pollination biology of Tuckahoe, *Peltandra virginica* (Araceae). *American Journal of Botany*. 82: 1230-1240.

- Pellmyr O and Patt JM. 1986. Function of olfactory and visual stimuli in pollination of *Lysichiton americanum* (Araceae) by a staphylinid beetle. *Madrono*. 33: 47-54.
- Policansky D. 1981. Sex choice and the size advantage model in Jack-in-the-Pulpit (*Arisaema triphyllum*). *Proceedings of the National Academy of Science. USA* 78: 1306-1308.
- Policansky D. 1987. Sex choice and reproductive costs in Jack-in-the-Pulpit. *Bioscience*. 37: 476-481.
- Raskin I, Ehmann A, Melander WR and Meeuse BJD. 1987. Salicylic acid: a natural inducer of heat production in Arum lilies. *Science*. 237: 1601-1602.
- Raskin I, Turner IM and Melander WR. 1989. Regulation of heat production in the inflorescence of an Arum lily by endogenous salicylic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 86: 2214-2218.
- Richardson CR and Clay K. 2001. Sex-ratio variation among *Arisaema* species with different patterns of gender diphasy. *Plant species biology*. 16: 139-149.
- Rust RW. 1980. Pollen movement and reproduction in *Arisaema triphyllum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 107: 539-542.
- Sakai S. 2001. Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal tropical forest. *American Journal of Botany*. 88: 1527-1534.
- Sasakawa M. 1994. Fungus gnats associated with flowers of the genus *Arisaema* (Araceae) Part 3. Sciaridae (Diptera). *Japanese Journal of Entomology*. 62: 667-681.
- Seymour RS. 2004. Dynamics and precision of thermoregulatory responses of eastern skunk cabbage *Symplocarpus foetidus*. *Plant, Cell and Environment*. 27: 1014-1022.
- Seymour RS and Schultze-Motel P. 1999. Respiration, temperature regulation and energetics of thermogenic inflorescences of the dragon lily *Dracunculus vulgaris* (Araceae). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 266: 1975-1983.

- Seymour RS, Gibernau M and Ito K. 2003. Thermogenesis and respiration of inflorescences of the dead horse lily *Helicodieros muscivorus*, a pseudo-thermoregulatory aroid associated with fly pollination. *Functional Ecology*. 17: 886-894.
- Sivadasan M and Kavalan R. 2005. Flowering phenology and beetle pollination in *Theriophonum infaustum* N. E. Br. (Araceae). *Aroideana*. 28: 104-112.
- Skubatz H, Kunkel DD, Patt JM, Howald WN, Hartman TG and Meeuse BJD. 1995. Pathway of terpene excretion by the appendix of *Sauromatum guttatum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 92: 10084-10088.
- Skubatz H, Kunkel DD, Howald WN, Trenkle R and Mookherjee B. 1996. The *Sauromatum guttatum* appendix as an osmophore: excretory pathways, composition of volatiles and attractiveness to insects. *New Phytologist*. 134: 631-640.
- Solomon RAJ and Ezradanam V. 2002. Pollination ecology and fruiting behaviour in a bisexual species, *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae). *Current Science*. 83: 1395-1398.
- Stensmyr MC, Urru I, Collu I, Celander M, Hansson BS and Angioy AM. 2002. Rotting smell of dead-horse arum florets. *Nature*. 420: 625-626.
- Sultana F, Hu YG, Toda MJ, Takenaka K and Yafuso M. 2006. Phylogeny and classification of *Colocasiomyia* (Diptera, Drosophilidae) and its evolution of pollination mutualism with aroid plants. *Systematic Entomology*. 31: 684-702.
- Systat 11. 2004. Systat for Windows Statistics, Version 11 edition Overview. Evanston. IL: Systat.
- Takenaka K, Yin JT, Wen SY and Toda MJ. 2006. Reproductive ecology of a new species of the genus *Colocasiomyia* de Meijere (Diptera: Drosophilidae) and its host plant *Staudnera colocasiaefolia* (Araceae) in Yunnan, China. *Entomological Science*. 9: 79-91.
- Terry I. 2001. Thrips and weevils as dual, specialist pollinators of the Australian cycad *Macrozamia communis* (Zamiaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 162: 1293-1305.



- Thompson, SA. 1995. Systematics and biology of the Araceae and Acoraceae of temperate North America. Ph.D. The University of Illinois at Urbana-Champaign, 572p.
- Toda MJ and Okada T. 1983. Ecological studies of floricolous *Drosophilella* in Burma with descriptions of three new species from Burma and the Philippines (Diptera, Drosophilidae). Kontyû. 51: 169-184.
- Toda MJ, Lakim MB and Mohamed MB. in press. The genus *Colocasiomyia* (Drosophilidae: Diptera) in Sabah: High species-diversity and utilization of host aroid inflorescences. Sabah Parks Nature Journal.
- Treiber M. 1980. Biosystematics of the *Arisaema triphyllum* complex, Ph.D., The University of North Carolina at Chapel Hill, 357p.
- Vitt P, Holsinger KE and Jones CS. 2003. Local differentiation and plasticity in size and sex expression in Jack-in-the-Pulpit, *Arisaema triphyllum* (Araceae). American Journal of Botany. 90: 1729-1735.
- Vogel S. 1978. Pilzmückenblumen als Pilzmimeten. Flora. 167: 329-398.
- Vogel S. 1990. The role of scent glands in pollination: On the Structure and Function of Osmophores. Smithsonian Institution Libraries & National Science Foundation, Washington, S. Renner (translation). 203p.
- Vogel S and Martens J. 2000. A survey of the function of the lethal kettle traps of *Arisaema* (Araceae), with records of pollinating fungus gnats from Nepal. Botanical Journal of the Linnean Society. 133:61-10.
- Wada N and Uemura S. 2000. Size-dependant flowering behavior and heat production of a sequential hermaphrodite, *Symplocarpus renifolius* (Araceae). American Journal of Botany. 87: 1489-1494.
- Wagner AM and Krab K. 1995. The alternative respiration pathway in plants: role and regulation. Physiologia Plantarum 95: 318-325.
- Wagner AM, Wagner MJ and Moore AL. 1998. In vivo ubiquinone reduction levels during thermogenesis in Araceae. Plant Physiology. 117: 1501-1506.

- Walker DB, Gysi J, Sternberg L and DeNiro MJ. 1983. Direct respiration of lipids during heat production in the inflorescence of *Philodendron selloum*. *Science*. 220: 419-421.
- Williams GA, Adam P and Mound LA. 2001. Thrips (Thysanoptera) pollination in Australian subtropical rainforests, with particular reference to pollination of *Wilkiea huegeliana* (Monimiaceae). *Journal of Natural History*. 35: 1-21.
- Willson MF and Hennon PE. 1997. The natural history of western skunk cabbage (*Lysichiton americanum*) in southeast Alaska. *Canadian Journal of Botany*. 75: 1022-1025.
- Yafuso M. 1993. Thermogenesis of *Alocasia odora* (Araceae) and the role of *Colocasiomyia* flies (Diptera: Drosophilidae) as cross-pollinators. *Environmental Entomology*. 22: 601-606.

**Appendix I: Geographical location and source of *Arisaema triphyllum* populations studied about flowering cycle.**



Source : Google Earth, Image NASA, Images © 2007 TerraMetrics

## Appendix II: Geographical location and source of *Arisaema triphyllum* populations studied about pollination



Source : Google Earth, Image NASA, Images © 2007 TerraMetrics

**Appendix-III: Recover percentage of canopy trees, shrubs and herbaceous species at Angell Woods and Morgan Arboretum.** (Trees per 5% class; Shrubs and herbaceous classes based on Braun-Blanquet method (Mueller-Dombois et Ellenberg, 1974): 0= nothing; 1: 0-1%; 2: 1-5%; 3: 5-15%; 4: 15-25%; 5: 25-50%; 6: 50-75%; 7: 75-100%).

Strate	Espèces	Boisé Angell	Arboretum Morgan
Canopée	<i>Acer saccharum</i>	60%	95%
Canopée	<i>Betula papyrifera</i>	15%	0
Canopée	<i>Fagus grandifolia</i>	0%	5%
Canopée	<i>Fraxinus nigra</i>	10%	0
Canopée	<i>Tilia americana</i>	5%	0
Canopée	<i>Ostrya virginiana</i>	5%	0
Canopée	<i>Thuja occidentalis</i>	5%	0
Strate arbustive	<i>Tilia americana</i>	25-50%	0
Strate arbustive	<i>Fraxinus nigra</i>	50-75%	0
Strate arbustive	<i>Acer saccharum</i>	75-100%	25-50%
Strate arbustive	<i>Cornus alterniflora</i>	1-5%	0
Strate arbustive	<i>Prunus</i> sp.	1-5%	0
Strate arbustive	<i>Ulmus rubra</i>	1-5%	0
Strate arbustive	<i>Betula</i> sp. (semis)	0	25-50%
Strate arbustive	<i>Cornus alterniflora</i> (semis)	0	5-15%
Strate arbustive	<i>Ribes glandulosum</i> (semis)	0	1-5%
Strate arbustive	<i>Sambucus canadensis</i> (semis)	0	0-1%
Strate herbacées	<i>Thalictrum pubescens</i>	25-50%	0
Strate herbacées	<i>Apocynum androsaemifolium</i>	15-25%	0
Strate herbacées	<i>Arisaema triphyllum</i>	15-25%	25-50%
Strate herbacées	<i>Smilacina racemosa</i>	5-15%	0
Strate herbacées	<i>Carex</i> sp.	5-15%	0
Strate herbacées	<i>Actaea spinulosa</i>	1-5%	0
Strate herbacées	<i>Actaea rubra</i>	1-5%	0
Strate herbacées	<i>Trillium grandiflorum</i>	1-5%	1-5%
Strate herbacées	<i>Dryopteris noveboracensis</i>	1-5%	0
Strate herbacées	<i>Dryopteris spinulosa</i>	1-5%	5-15%
Strate herbacées	<i>Polygonatum pubescens</i>	1-5%	0
Strate herbacées	<i>Viola</i> sp.	1-5%	0
Strate herbacées	<i>Maianthemum canadense</i>	1-5%	0
Strate herbacées	<i>Trillium erectum</i>	0-1%	0-1%
Strate herbacées	<i>Prenanthes</i> sp.	0-1%	0
Strate herbacées	<i>Tiarella cordifolia</i>	0-1%	0
Strate herbacées	<i>Sanguinaria canadensis</i>	0	5-15%
Strate herbacées	<i>Caulophyllum thalictroides</i>	0	1-5%
Strate herbacées	<i>Erythronium americanum</i>	0	0-1%
Strate herbacées	<i>Streptopus roseus</i>	0	0-1%

